АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVIII
ВЫП. 10

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ★ 1959

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGICHESKY ZHURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

1959

ТОМ XXXVIII — Октябрь — ВЫПУСК 10

СОДЕРЖАНИЕ

Рецензии

Адрес редакции:
Москва, Б-64, Подсосенский пер., д. 21
Издательство Академии наук СССР
Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

ОТ РЕДАКЦИИ

Мировая научная общественность широко отмечает знаменательные даты, связанные с созданием Чарлзом Дарвином эволюционной теории.

Так, в прошлом 1958 г., XV Международный зоологический конгресс в Лондоне проходил под знаком 100-летия со дня знаменательного заседания Линнеевского общества (1 июля 1858 г.), на котором впервые были обнародованы основы дарвиновского учения. В работах этого конгресса приняла участие большая группа ведущих советских ученых, достойно представивших нашу зоологическую науку и выступивших с рядом докладов, существенно важных для развития и углубления теории эволюции.

В текущем, 1959 г., мы отмечаем вторую, не менее крупную дату, связанную с возникновением дарвиновской теории,— 24 ноября исполняется 100 лет со дня выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора».

Столетие, прошедшее со времени появления этого замечательного произведения, характеризуется колоссальными изменениями как в области общественных отношений, так и в области развития всех отраслей наук, прогресс которых нарастает с огромной скоростью. Нет необходимости останавливаться на общеизвестных событиях и фактах, но нельзя не отметить, что на этом фоне проблема эволюции органического мира не только не теряет своей значимости, но, наоборот, приобретает все большее и большее значение, поскольку вокруг нее все время развивается ожесточенная борьба между материалистическим и идеалистическим миропониманием. Борьба эта, начавшаяся сразу после опубликования основных идей дарвиновской теории, идет до настоящего времени. В этой борьбе прогрессивных материалистических и особенно диалектико-материалистических идей с идеализмом всех оттенков, начиная от откровенного мракобесия церковников и кончая завуалированными псевдо-материалистическими взглядами ряда современных философов и естествоиспытателей, огромную положительную роль играли как сами исследования Ч. Дарвина, так и многочисленные работы его соратников и последователей. Среди этой группы прогрессивных естествоиспытателей с самых первых лет выдающуюся роль играли русские, а в послереволюционное время и советские ученые.

Идеи Ч. Дарвина почти немедленно после их опубликования нашли свое положительное отражение в русской периодической печати, стали широким достоянием русской разночинной интеллигенции и одновременно начали усиленно развиваться русскими прогрессивными учеными. Достаточно вспомнить такие имена русских естествоиспытателей, как А. О. и В. О. Ковалевские, И. И. Мечников, К. А. Тимирязев, И. М. Сеченов, А. Н. Бекетов и С. И. Боткин, и их исследования, чтобы оценить тот огромный вклад, который внесен русской дореволюционной наукой в развитие дарвинизма. Точно так же мы можем гордиться тем, что в начальный период развития советской науки во главе исследователей,

разрабатывавших эволюционную теорию, стояли такие ученые, как И. В. Мичурин, И. П. Павлов, А. Н. Северцов и В. Л. Комаров.

Огромный интерес и постоянное стремление к все более глубокому проникновению в понимание характера и причин эволюционного развития органического и, в частности, животного мира, с целью активного вмешательства в эти процессы, характерны для советских зоологов.

Принимая самое живое участие в общей работе советского народа по созданию базы для построения коммунистического общества, советские зоологи прекрасно понимают выдающееся значение дарвинизма как гносеологическое, так и непосредственно практическое. Поэтому 100-летие выхода в свет книги «Происхождение видов путем естественного отбора» является датой, торжественно отмечаемой советскими зоологами совместно со всей общественностью нашей Родины.

Со своей стороны Редакционная коллегия «Зоологического журнала» отмечает славное 100-летие выпуском настоящего номера.

Редакция
зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

СОВРЕМЕННЫЙ ПОДХОД К РАЗРАБОТКЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ И ФИЛОГЕНИИ ЖИВОТНЫХ

Д. М. ФЕДОТОВ

Институт морфологии животных Академии наук СССР (Москва)

Мысли об эволюции и филогении высказывались зарубежными и русскими учеными первой половины XIX столетия и до Ч. Дарвина. Однако лишь благодаря гениальным трудам Дарвина, юбилейные даты которых приходятся на 1958 и 1959 гг., проблема эволюции и филогении животных получила естественноисторическую, материалистическую основу и стала руководящей идеей в биологии. Под влиянием теории Дарвина, благодаря историческому аспекту, сравнительному, а позже и экспериментальному методам анатомия и особенно эмбриология животных сильно развились и дали громадный материал как по конкретным филогенезам, так и по их закономерностям. Не менее благотворное влияние оказала теория эволюции Дарвина и на палеонтологию, ставшую из чисто описательной эволюционной дисциплиной (Давиташвили, 1940, 1948). Формулировкой метода тройного параллелизма в филогении — сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии — мы, как известно, обязаны Э. Геккелю.

Ведущее значение в разработке филогении занимает эмбриология, хотя бы потому, что реальные родственные связи между животными — предками и потомками осуществляются размножением и развитием в цепи поколений, связывающих огромное число современных и вымерших особей данного вида. Факты онтогенезов филогенетического значения были давно известны эмбриологам (вспомним работы по эмбриологии позвоночных К. Ф. Вольфа, Х. И. Пандера и К. М. Бэра). Но лишь после трудов Дарвина, с развитием сравнительной эмбриологии, в чем сыграли основную роль А. О. Ковалевский и И. И. Мечников, были установлены закономерности онтогенеза, общие для беспозвоночных и позвоночных. Это — типы дробления яиц, способы закладки зародышевых листков, источники происхождения органов и систем органов (органогенез), развитие эмбрионов и личинок, формирование из них взрослых организмов. Была установлена в общем виде закономерность индивидуального и исторического развития животных (Müller, 1864), что отмечал еще Дарвин и что получило оформление в виде биогенетического закона Э. Геккеля. Позже работами некоторых зарубежных ученых, а главным образом А. Н. Северцова (1949) и ряда его учеников, односторонность биогенетического закона была преодолена; было показано, что не только филогения творит онтогению, как говорил Геккель, но и наоборот — онтогения творит филогению, т. е. что они взаимно связаны и взаимно обусловлены. У нас эта идея развивалась И. И. Ежиковым (1939, 1940), Б. С. Матвеевым (1937, 1947, 1957), В. Е. Руженцовым (1939, 1940), А. Н. Ивановым (1939) и др.

А. Н. Северцовым, показавшим важное значение эмбриологии для

эволюции, к сожалению, во взаимоотношении эмбриологии и филогении было недооценено значение воздействий условий жизни на взрослые организмы, что, однако, признавал уже Дарвин. Влияние воздействия условий жизни взрослых особей-предков на ход эмбрионального развития потомков показано в работах Д. М. Федотова над развитием регрессивных форм высших насекомых (1945, 1955 и 1956) и А. В. Иванова — над развитием паразитических моллюсков (1933—1953).

Значение эмбриологии для выяснения родственных, филогенетических отношений животных общеизвестно. Оно особенно ясно видно при изучении развития свободноживущих животных со своеобразным, загадочным строением и паразитических — сильно измененных. Это можно пояснить некоторыми примерами из позднейших советских работ по беспозвоночным. Так, у погонофор — червеобразных организмов, живущих в трубках, преимущественно на абиссальных глубинах океана, во взрослом состоянии внешне похожих на кольчатых червей, но лишенных кишечника и имеющих необычайно своеобразное строение, образуется стадия развития с трехчленистым телом и тремя сегментами целома (А. В. Иванов, 1957). Наличие такой стадии развития ясно говорит о принадлежности погонофор к группе типов кишечнодышащих и хордовых.

Яркий пример значения эмбриологии для понимания родства животных дает также изучение развития эндопаразитов. Среди переднежаберных моллюсков со спиральнозакрученной, тяжелой известковой раковиной, со сложной анатомией, имеются эндопаразиты голотурий и морских звезд, крайне измененные паразитизмом. Такой взрослый моллюск, как например, Entocolax или Parenteroxenos (Шванвич, 1917; А. В. Иванов, 1947, 1949) является червеобразным мягким организмом, лишенным почти всех органов моллюска — раковины, нервной системы, органов чувств, дыхания, выделения, кровообращения и т. д. и обладающим лишь сильно развитым половым женским или гермафродитным аппаратами. Самцы, если они имеются, потеряли почти все черты строения организма и живут в самках в состоянии семенников.

При изучении развития таких форм у них было обнаружено образование личинок с раковинкой и почти со всеми внутренними органами, присущими брюхоногим моллюскам. С переходом такой типичной личинки брюхоногого моллюска от свободного образа жизни к паразитизму в органах хозяина вся организация ее регрессирует, почти нацело исчезают внешние и внутренние черты строения моллюска. Родственные связи и происхождение такого организма, потерявшего почти все признаки класса брюхоногих и типа моллюсков, выясняются эмбриологией и притом изучением развития даже одной формы, в то время как анатомии для этого требуется сравнительное изучение целого ряда представителей с разными степенями регресса.

Важное значение для филогении имеют работы по экспериментальной эмбриологии, основы которой были заложены Ру в конце XIX столетия и развиты Гербстом, Шпеманом, Чайльдом, Вильсоном, Конклином, Шлейпом, В. М. Шимкевичем, Д. П. Филатовым, Герстадиусом, Я. и Г. Рунштремами и др. Экспериментальный метод позволил найти в онтогенезах ряд фактов, важных для понимания филогенетических отношений. Напомню установление парности целома хобота у баланоглосса (Давыдов, 1908), симметричной закладки целома в виде трех пар мешков у антедона (Runnström, 1925), закономерности образования членистого тела из ларвальных и постларвальных сегментов, отличающихся по развитию, строению и регенерации (П. П. Иванов, 1944). Распространив свои исследования с кольчатых червей на другие типы животных, этот автор нашел новые критерии родства и филогении разных классов аннелид, моллюсков, членистоногих, хордовых и др.

Говоря о роли эмбриологии в решении вопросов филогении, напомню установление Гатчеком (B. Hatschek, 1888) и Гроббеном (K. Grobben,

1908) двух главных филогенетических ветвей двубокосимметричных животных — первичноротых и вторичноротых. У первых (черви, моллюски, членистоногие) первичный рот, или бластопор зародыша, образует рот взрослого животного, у вторых (иглокожие, кишечнодышащие, хордовые, щетинкочелюстные) рот животного образуется независимо от бластопора. Целом у первых образуется расхождением клеток мезодермальных полосок, у вторых — выпячиванием стенок первичного кишечника. Позже характеристика этих двух стволов была дополнена данными эмбриологии и анатомии Гейдером (K. Heider, 1913). Теперь эти две филогенетические ветви характеризуются не только рядом еще новых особенностей эмбриологии и анатомии, но и биохимии, физиологии, экологии и паразитологии (Федотов, 1936, 1938, 1958).

Однако наряду с дальнейшим обоснованием ветвей первично- и вторичноротых, некоторые авторы не признают наличия основных особенностей эмбриологии этих ветвей. Так, Н. А. Ливанов (1955) предлагает вместо названий Protostomia и Deuterostomia названия Protencephala и Deutencephala — «первично- и вторичномозговые», считая, что в онтогенезе у первых сохраняются первичные головной и туловищный брюшной мозг (черви, моллюски, членистоногие), а у вторых они утрачены и возникли другие формы нервной системы (иглокожие и хордовые). Реже встречаются авторы, вовсе отрицающие обоснованность ветвей первичноротых и вторичноротых, так как, по их мнению, основные черты эмбрионального развития перемешаны у представителей обеих ветвей между собой или отсутствуют вообще (S. M. Manton, 1958, in litt.).

Общеизвестна также роль анатомии в разработке вопросов филогении. Изучение особенностей строения, вызванных общностью происхождения, с учетом того, что организация и развитие любого вида обусловлены как природой организма и условиями его современной жизни, так и историческим прошлым, дает критерии для понимания филогении и эволюции. Значение для этого сравнительной анатомии позвоночных, связанных друг с другом близким родством, является азбучной истиной, давно вошедшей в учебники. Хотя в настоящее время последних за рубежом много, все же приходится отметить, что курсы сравнительной анатомии позвоночных В. М. Шимкевича (1905) и И. И. Шмальгаузена (1947) стоят на более высоком теоретическом уровне, чем большинство зарубежных. Напомню как образец филогенетических построений соображения А. Н. Северцова, высказанные им в 1916—1917 гг. и основанные на данных сравнительной анатомии позвоночных, в том числе и круглоротых (т. IV, 1948).

Хорошая изученность анатомии позвоночных, значительная достоверность наших знаний их родства, небольшое число форм (примерно 70 тыс. видов против почти $1^1/_2$ млн беспозвоночных) дают разработке вопросов филогении позвоночных большие преимущества перед разработкой филогении беспозвоночных. Громадное количество форм и разнообразие строения этих последних, продолжающиеся находки в современной фауне таких представителей, как погонофоры, как примитивнейший моллюск Neopilina, недавнее установление новых классов, например Udonelloidea, Monogenoidea среди червей, новых подклассов и отрядов среди ракообразных, создание лишь в последнее время действительных основ сравнительной анатомии беспозвоночных (Беклемишев, 1952) говорят о том, что работа анатомов в области филогении беспозвоночных очень трудна.

В громадной мировой литературе по анатомии беспозвоночных можно найти много хорошо обоснованных филогенетических выводов, сделанных на основании сравнительно-анатомических исследований. Так, построение гипотетического предка моллюсков, сделанное Пельзенером на основании морфологических данных, было прекрасно подтверждено организацией Neopilina (Беклемишев, 1958); сравнительно-анатомически-

ми исследованиями Н. А. Ливанова (1955) и его школы хорошо обоснованы филогенетические отношения между полихетами, олигохетами и пиявками. Однако увлечение филогенетическими построениями на основе лишь морфологии современных форм, охватившее зоологов с последней трети XIX столетия, вследствие ограниченности методики исследования, скудости палеонтологических данных, преувеличения значения метода тройного параллелизма Геккеля и неправильной оценки ряда фактов, часто приводило к ошибочным филогенетическим выводам. Так, Зимрот (H. Simroth, 1904) производил иглокожих от мизостомид, Раутер (M. Rauther, 1909) — нематод от личинок двукрылых, Петен (W. Patten, 1912) — позвоночных от меростомовых, иглокожих — от циррипедий и т. д., Губрехт (A. A. W. Hubrecht, 1887) — позвоночных от немертин, Хаджи (J. Hadži, 1944) — кишечнополостных от турбеллярий, а последних — от инфузорий. Такие работы привели к некоторой дискредитации работ зоологов по филогении и к снижению интереса к ней.

Данным анатомии и эмбриологии современных животных мы придаем историческое толкование, остатки же ископаемых являются фактически историческими документами хронологического значения. Поэтому палеонтология, даже находившаяся на примитивном уровне развития во времена Ч. Дарвина и создания метода тройного параллелизма, была важным членом этого метода филогении. Под влиянием теории Дарвина прогрессивные палеонтологи как зарубежные, так и русские, например, В. О. Ковалевский, А. П. Карпинский, А. П. Павлов, С. Н. Никитин, Н. Н. Яковлев, А. А. Борисяк, начали изучать ископаемых животных в эволюционном аспекте. Благодаря эволюционному подходу к изучению ископаемых форм, начиная с последней трети XIX в., палеонтологи стали разрабатывать вопросы эволюции и филогении как всего животного мира (например, M. Neumayr, 1889), так и отдельных групп разного систематического значения (Д. Ш. Давиташвили, 1940, 1948). Палеонтология быстро приобрела важное значение в разработке проблемы эволюции и филогении животных.

Однако в настоящее время метод тройного параллелизма уже недостаточен для разработки проблемы эволюции и филогении. Еще в начале XX столетия чешский биолог Ружичка выдвинул теорию химической наследственности, химической специфичности вида. Началось изучение родственных отношений животных сначала методикой преципитиновых реакций, а затем, позже, с 30-х гг. и по настоящее время — более точным методом серологических исследований. С этими исследованиями связаны имена преимущественно английских и американских ученых (Нуталл, Фриденталь, Байер и Бойден, Вольф, Леоно и др.). Этой методикой для разных групп животных удавалось установить степень родства в тех случаях, когда морфология оказывалась бессильной их выяснить. Надо, конечно, иметь в виду, что этим методом решаются лишь вопросы родства между близкими группами в пределах класса.

Более широкое филогенетическое значение имеют исследования биохимии мышечного сокращения. Работами сначала за рубежом, преимущественно в Англии (Эгглетоны, Болдуин, Нидгем, Юдкин), несколько позже у нас (Крепс, 1933 и его ученики) было показано различие между представителями первично- и вторичноротых. У первых (червей, моллюсков, членистоногих) источником энергии мышечного сокращения служит аргининофосфат, у вторых (иглокожие, кишечнодышащие, хордовые) — креатинофосфат. В работах этих авторов было установлено не абсолютное, а преобладающее распределение этих фосфагенов у первично- и вторичноротых. Применение хроматографии для определения фосфатов (Roche, 1957) показало присутствие аргининофосфата и креатинофосфата у одного и того же вида в зависимости от функционального характера исследуемой ткани. Вследствие этого мнения физиологов о

филогенетическом значении источника энергии мышечного сокращения расходятся, некоторые, например, Х. С. Коштоянц, его отрицают.

Важное значение для физиологической характеристики ветвей первично- и вторичноротых дают исследования дыхательных пигментов крови. По данным П. А. Коржуева (1949), у представителей первичноротых дыхательными пигментами крови являются: гемоглобин, геморитрин, гемоцианин и хлоркруарин, а у вторичноротых — гемоглобин. Правда, и здесь имеются некоторые уклонения от такого распространения дыхательных пигментов (см. сводку R. Lemberg and J. Legge, 1949, по А. И. Опарину, 1957), однако это не снимает физиологической характеристики первично- и вторичноротых.

По данным П. В. Макарова (1938), представители первичноротых кроме высших классов членистоногих, обладают большой стойкостью к наркозу, тогда как вторичноротые, даже представители низших типов, обнаруживают слабую стойкость к нему. Надо добавить, что Флорей (E. Florey, 1951) установил различия в действии ряда веществ на чувствительные нервы у разных типов животных, и, в частности, показал с помощью этого метода единство типов вторичноротых животных, внося новые критерии для познания родственных отношений.

В настоящее время в зарубежных и особенно советских работах по физиологии животных все расширяется и углубляется эволюционно-филогенетическая направленность. Физиологами, особенно школы Л. А. Орбели, проведен (Гинецинский, Крепс, 1945) и проводится ряд исследований, выясняющих связи между онтогенетическим и филогенетическим развитием различных функций и обмена веществ у позвоночных и отчасти — беспозвоночных. Напомню, что Е. М. Крепс с учениками (1958), применив методику меченых атомов и изучив гликолиз, ферментативные системы и окисление, показал значительные различия в обмене веществ мозга высших позвоночных (особенно млекопитающих) сравнительно с низшими и что филогенетически более поздним является связь между окислением и фосфорилированием, сравнительно с анаэробным гликолизом. Значение работ физиологов для выяснения или проверки филогенеза животных показано в книге Х. С. Коштоянца по сравнительной физиологии нервной системы (1957).

Проблему филогении физиологи начинают считать также своей проблемой (Prosser, 1952). Несомненно, что историческая направленность в работах физиологов приведет к возрастанию роли физиологии в решении вопросов филогении, особенно в тех случаях, когда морфологическая методика окажется для этого недостаточной.

Не случайно поэтому, что подобная же направленность биохимических работ школы А. И. Опарина (1957) дает зоологам возможность признать более древним возникновение амебоидных организмов с гетеротрофным питанием сравнительно с таковым жгутиковых автотрофных форм.

Следует отметить возрастающее значение экологии в решении вопросов филогении. Упомяну о работах М. С. Гилярова (1949 и др.), раскрывших значение почвы как среды обитания, промежуточной по своим особенностям между воздушной, наземной и водной средами. М. С. Гиляров показал экологические пути филогенеза многих классов первичноротых, ряда классов и отрядов низших и высших червей, ракообразных, паукообразных и трахейных членистоногих. Трактовка особенностей организации на основе единства организма и условий жизни позволила Н. А. Ливанову (1955) значительно углубить представления о филогенетических отношениях ряда классов животного мира. В работах А. А. Парамонова (1958) данные именно экологии помогли вскрыть пути филогенеза крупных групп фитонематод. Следует отметить и работы А. К. Мордвилко (1934), показавшего пути эволюции тлей на основании изучения их экологии.

Существенное значение в решении вопросов филогении приобретают исследования паразитизма. Так, по А. Г. Кнорре (1937, 1937а), явление паразитизма широко распространено среди первичноротых. Оно наблюдается у двух третей классов этой ветви, среди же вторичноротых отсутствует. А. Г. Кнорре связывает это явление со спецификой химизма внутренней среды организма, которая или благоприятствует переходу животного к паразитизму или, напротив, препятствует этому.

Такие общие закономерности служат дополнениями к морфологической характеристике первично- и вторичноротых, хотя они и не имеют абсолютного значения, так как среди вторичноротых известны отдельные исключения: например, паразитический образ жизни миксин и временное паразитирование молодых особей офиуры горгоноцефала во взрослых особях своего вида.

Из сказанного видно, что в настоящее время вопросы филогении современных животных решаются не только сравнительной анатомией и эмбриологией, но и физиологией, биохимией, экологией, паразитологией.

На основании совокупности данных ряда биологических дисциплин мной и была дана современная характеристика первично- и вторичноротых (Федотов, 1958).

Изменились также, особенно со второй четверти XX столетия, и состояние палеонтологии и ее роль в решении вопросов филогении.

Улучшение методики изучения ископаемых животных, применение срезов, слепков, реконструкций позволило восстанавливать состояние внутренних органов, вплоть до деталей строения нервной системы, головного мозга и т. д., что привело к созданию сравнительной анатомии в палеонтологии. Возрастающее число находок прекрасной сохранности (амфибии, насекомые и др.) позволило изучать гистологическое строение, например, покровного эпителия, мускулатуры, желез, трахей и т. д.; в палеонтологии возникла гистология ископаемых организмов. Химический анализ привел к появлению палеофизиологии и установлению геохимической деятельности организмов. Возрастающие возможности изучения индивидуального развития ископаемых — археоциат, четырехлучевых полипов, аммонитов, трилобитов (строение личинок последних, сегментация их головы и туловища), возрастных стадий развития палеозойских ракоскорпионов и некоторых четвероногих позвоночных привели к созданию эмбриологии в палеонтологии. Благодаря применению методов вариационной статистики и биометрии значительно улучшились результаты систематики ископаемых. Нарастающая разработка экологического направления, заложенного еще В. О. Ковалевским, привела к созданию палеоэкологии, позволяющей восстанавливать не только условия и образ жизни ископаемых животных, но и режимы целых ископаемых морей (Геккер, 1957).

Таким образом, современная палеонтология, как и зоология, располагает методами ряда биологических дисциплин: систематики, анатомии, эмбриологии, экологии, биохимии и отчасти — физиологии. С одной стороны, имея дело с вымершими организмами, палеонтология ограничена в своих возможностях, но с другой стороны, она подлинно историческая наука, и это сильно смягчает «неполноту» палеонтологической летописи — ведь из примерно $1^1/_2$ млн описанных видов на долю известных ископаемых приходится всего около 80 тыс. (Мур, 1957).

И все же приходится признать, что в проблеме филогении мы не можем ограничиться даже комплексом методов биологических наук, не говоря уже о тройном параллелизме, которым еще до сих пор нередко ограничиваются даже у нас.

Проблема эволюции и филогении животных является не только проблемой зоологии и комплекса биологических наук о современных и ископаемых организмах, но и частью проблемы диалектико-материалистиче-

ской концепции развития, так как мир организмов составляет часть объективно существующего мира.

Мы признаем, что жизнь возникла из неорганического мира, в итоге длительного процесса развития, когда стали складываться необходимые для этого условия. Возникнув же, организмы избирают условия жизни и воздействуют на них, становясь из стороны соподчиненной стороной ведущей.

Мы различаем среду и условия жизни, понимая под первой объективно существующую природу, окружающую данный вид, например, водоем для водных животных, а под вторыми — те элементы среды, которые необходимы для существования и размножения особей данного вида (Карпевич, 1955).

Мы признаем неразрывную связь и зависимость между развитием животного мира и развитием неживой природы и Земли в целом. Считают, что возникновение жизни произошло в архее, когда сложились условия для зарождения на Земле жизни в виде коацерватов простейших органических веществ — углеводородов, эволюция которых привела к развитию примитивных организмов (Опарин, 1957). Путем использования методов органической химии, биохимии и биофизики А. И. Опарину (1957), а вслед за ним и зарубежным ученым, удалось приоткрыть первые шаги возникновения жизни и привести доводы о первичном возникновении гетеротрофных организмов. Теперь мы можем считать, как это отмечает и Ренш (B. Rensch, 1954), что первичные, впервые появившиеся организмы по строению были близки к фагам и вирусам, представляющим собой молекулу нуклеопротеида и входящим в первое царство Aphanobionta — большой системы организмов, которая наиболее полно разработана Ротмалером (W. Rothmaler, 1949).

Среди разных мнений о том, где произошло зарождение жизни, и разных доводов по этому вопросу мне представляется наиболее вероятным допущение возникновения примитивных организмов в воде континентальных мелких водоемов, в придонных слоях. На примитивном уровне строения организмов архея в этих условиях легче достигался обмен химическими элементами между организмом и средой. Тогда особенно, как писал В. И. Вернадский, химический состав среды во многом определял химический состав организмов и их геологическую функцию. Мне представляется, что лишь после известной эволюции, достижения некоторой стабильности организмов как органического целого произошло заселение ими мирового океана, поскольку развитие — эволюцию претерпевали как континенты, так и мировой океан и солевой состав его вод.

Как известно, В. И. Вернадский (1939) показал, что самая мощная геохимическая сила биосферы — живое вещество. По его определению, биосфера — одна из земных оболочек, занятая совокупностью организмов, населяющих Землю. В биосфере находятся тела живые — совокупность живых организмов, тела косные — горная порода и тела биокосные — почва, вода и т. д. Благодаря процессам дыхания, питания и размножения организмов между живым и косным веществами существует непрерывная материальная связь. Эти процессы вызывают миграцию атомов химических элементов из косных тел в живые тела и обратно — так называемую биогенную миграцию атомов. Живой организм, благодаря своей жизнедеятельности, является источником и центром биогенной миграции атомов, а также источником свободной энергии в биосфере. Так создается бесчисленное количество химических молекул в живом веществе, которое беспрерывно меняется, а синтез их идет с необычайной скоростью. Живое вещество совершенно перерабатывает геологическую оболочку, меняет ее физические, химические и механические свойства. По В. И. Вернадскому, оно является силой планетного значения.

Было подсчитано, что общее количество органического вещества, об-

разуемого растительностью земного шара, при пересчете на глюкозу определяется примерно в 450 млрд *т* в год, а общий вес всего органического вещества на Земле исчисляют примерно в 1 000 000 млрд *т*, причем $^9/_{10}$ из них содержится в водной среде. По удельному весу совокупность организмов в биосфере составляет едва лишь 0,01% веса земной коры. И тем не менее, вследствие огромной скорости размножения организмов, роль их в весе, химическом составе и энергии биосферы, по В. И. Вернадскому, огромна. Большинство живых естественных тел биосферы меняется под действием эволюционного процесса, воздействие организмов на среду все более усиливается, в ходе геологического времени масса живого вещества растет, процесс захвата земной коры живым веществом, по В. И. Вернадскому, не закончен. Громадные залежи известняков, доломитов, биогенной серы и т. д. свидетельствуют, как известно, о непосредственном участии организмов в изменении земной коры.

В тесной связи с деятельностью организмов находятся природные воды и их химический состав. Исследованиями А. П. Виноградова (1935—1944, 1953), а впоследствии и многими зарубежными учеными, показана зависимость химического элементарного состава организмов от моря. Показаны поглощение и конденсация организмами как основных химических элементов, так и редких элементов, геохимическая роль организмов. Выяснены пути эволюции метаболизма покровных и скелетных тканей: 1) органический скелет, 2) кремневый — у наиболее древних классов простейших и губок, 3) карбонатный скелет, преобладающий у классов первичноротых, 4) наиболее прогрессивный карбонатно-фосфатный скелет, достигший среди вторичноротых наибольшего развития у позвоночных. В восходящем ряду групп животных в эволюции скелета выражена возрастающая роль неорганической и падение органической части в его образовании; животные докембрия имели органический и кремневый скелеты.

Исследования А. П. Виноградова позволили ему дать химическую характеристику вида и дополнили наши определения разных классов животных химическими чертами. Наконец, широкое изучение А. П. Виноградовым конденсации организмами микроэлементов из моря, рядом организмов и некоторыми растениями — из почвы позволяет на основе химического анализа осадкообразований судить о древности таких групп организмов, структурные части которых при фоссилизации не сохраняются. При изучении фауны моря зарубежными и нашими учеными (Зенкевич, 1951) установлена постоянная взаимосвязь между организмами и средой и организмов друг с другом, их участие в образовании биолитов, осадочных пород, в денудации и аккумуляции донных отложений, в изменении физико-химических свойств воды. Это широко показано также Н. М. Страховым (1954).

Возвращаясь к биологическим исследованиям, следует напомнить роль биофильтраторов (губки, двустворчатые моллюски, оболочники), которые отфильтровывают из воды неорганические и органические взвеси и осветляют воду. Так, многометровые толщи илистых отложений у морских побережий и в открытых частях океана создаются в итоге жизнедеятельности мидий (Воскресенский, 1948). Последние пропускают через мантийную полость огромные количества воды, извлекают пищу, выделяют и осаждают большое количество фекалий и взвеси, склеивая их слизью. В итоге жизнедеятельности мидий у побережий морей образуются барьеры, которые влияют на направление токов воды, изменяют рельеф дна. Мидии участвуют в образовании органического вещества илистых отложений, повышают прозрачность воды и т. д. Иными словами, животные, используя условия среды и завися от них, вместе с тем своей жизнедеятельностью изменяют среду.

По В. В. Докучаеву (1883), почва — особое естественноисторическое тело, возникшее на поверхности Земли в результате сложных взаимосвя-

зей и взаимозависимостей между организмами и средой. Позже исследованиями русских, советских и зарубежных биологов, в том числе и зоологов (А. Л. Бродский, В. А. Догель, В. Н. Беклемишев) эти положения были развиты и обоснованы. Работами М. С. Гилярова, о которых было сказано выше, были показаны зависимость между эколого-морфо-физиологическими особенностями ряда почвенных беспозвоночных и условиями жизни в почве, а также воздействие организмов на характер почвы. Последние разлагают органические вещества до аммиака, углекислоты и воды, переводят их в легко минерализующиеся соединения, накапливают гумус, вызывают образование зернистых структур, повышают скважность, водопроницаемость и аэрацию почвы, вовлекают в нее органические вещества, обусловливают образование верхних плодородных горизонтов и т. д. Таким образом, как в водной среде, так и в почве существуют тесные взаимозависимость и взаимодействие между средой и организмами, влияющие на ход эволюции животных.

Если на современном этапе жизни на Земле мы ясно видим влияние условий жизни на эволюцию животных и изменения среды под влиянием их жизнедеятельности, то в течение геологической истории Земли значение этих закономерностей еще более возрастает. В этом отношении чрезвычайно важны данные геологии, в частности литологии, такой, казалось бы, далекой от биологии дисциплины.

У Н. М. Страхова (1954), показавшего необратимость эволюции осадкообразования в истории Земли, мы находим много ценного для проблемы эволюции животных. В ходе геологической истории Земли соленость моря, бывшая в архее, видимо, низкой, возрастала, среда становилась более щелочной, все более способной к окислению, за исключением ила, где сохранялась восстановительная среда. В архее и части протерозоя установлено громадное развитие химического осадкообразования и не доказано наличие достоверного биогенного карбонатного породообразования. В ходе геологической истории Земли прогрессирует химико-биологическое осадкообразование, животные в верхней части протерозоя приобретают способность использования фосфатов и карбонатов. Общая масса живого вещества на поверхности Земли возрастала, усиливалось воздействие ее на химию моря.

Таким образом, литология дает нам известные указания о поступательной эволюции органического мира, в том числе и мира животных. Она говорит о бедном развитии животных в протерозое, что согласуется с данными новейших геологических исследований.

Критический анализ остатков ископаемых животных протерозоя, проделанный Зейлахером (A. Seilacher, 1956) и Вильсон (A. E. Wilson, 1957), привел к признанию большинства их неорганическими образованиями. Методом изучения следов жизни Зейлахер убедительно показал наличие в протерозое лишь немногих таких следов, оставленных роющими животными — аннелидами или мелкими филоподоподобными членистоногими. Вильсон приводит два современных метода изучения природы древнейших ископаемых: определением соотношения изотопов C_{12} и C_{13} (так была установлена водорослевая природа Coricium enigmaticum из архея Швеции) и определением содержания стойких органических кислот. Итак, снова в решении проблемы эволюции применяются методы химии.

Для 50-х гг. XX в. характерно, что вопросы эволюции животных привлекают внимание геологов, что связано, конечно, с достижениями в разработке проблемы возникновения жизни на Земле. Геолог Эскола (P. Eskola, 1956), и раньше занимавшийся вопросом эволюции жизни, рисует картину эволюции позвоночных животных на основе увеличения концентрации кислорода в атмосфере Земли и прогрессивного в связи с этим развития органов кровообращения и дыхания, регулирующих продукцию энергии телом животного. Отмечу также, что геолог

Н. М. Страхов (1948) высказал ряд веских соображений по эволюции животного мира, представляющих большую ценность для зоологии.

Известно, что изменения земной коры сопровождались не только изменениями рельефа Земли в эпохи поднятий и опусканий земной коры, но и сильными изменениями размеров, конфигурации и положения материков и океанов. В итоге этих геологических процессов, как отмечал еще В. П. Амалицкий (1896), шло увеличение континентов и нарастающие изменения их рельефа, уменьшение площади мирового океана и увеличение его глубин. При наличии взаимопроникающей и взаимообусловливающей связи между явлениями природы понятно, что с этими процессами развития Земли была тесно связана и эволюция животного мира, так как с ходом геологической истории Земли условия среды становились все более сложными и разнообразными.

В настоящее время, как известно, явления тектоники — поднятия и опускания земной коры, складкообразования и т. д. уже не сводят к чисто механическим физическим и химическим явлениям эндогенного происхождения, значительную роль в них приписывают явлениям космического порядка. По мнению ряда советских ученых (Личков, 1945, 1954, 1956; Стовас, 1951; Эйгенсон, 1954), существеннейшее значение для тектоники имеет солнечная активность, что давно уже признавал В. И. Вернадский. Солнечная активность и приливное трение вызывают вертикальные движения земной коры. Б. Л. Личков в своих статьях, используя идею Канта о замедлении вращения Земли приливным трением, указывает, что при этом часть энергии передается земной коре, вызывая на ней тектонические нарушения. Приливы тесно связаны с климатом, годы с низкими приливами характеризуются прохладным климатом и большим количеством осадков, годы с высокими приливами — теплым и довольно сухим климатом.

По мнению геолога Б. Л. Личкова, огромные изменения животного мира, происходившие в периоды резких тектонических явлений — «тектонических революций» вызывались тем, что на известной фазе устанавливался засушливый климат, сильно падала величина количества осадков, повышалось содержание в почве и растениях количества солей, шло засоление почв, прекращалось питание илов морей и океанов. Такие изменения режима (например, на границе мела и третичного времени) после благоприятных и относительно устойчивых условий, продолжавшихся в длительный, тектонически спокойный период, усиливали борьбу за существование, приводили к гибели групп животных, особенно гигантских (рептилий), приспособившихся к прежним условиям, и, напротив, стимулировали эволюцию групп мелких, менее специализированных животных (ранних млекопитающих), которым было легче обеспечить себя питанием при недостатке пищевых ресурсов.

Причины вымирания больших групп животных (и растений) привлекли внимание многих наших (Н. Н. Яковлев, А. П. Павлов, Л. Ш. Давиташвили) и зарубежных ученых, однако объяснение, данное Б. Л. Личковым, мне представляется наиболее правдоподобным. При этом надо отметить, что изменения среды и условий жизни, несомненно, вызывали изменения в отправлениях, потребностях организации и природе (наследственности) организма. Игнорировать все это и сводить роль космических воздействий непосредственно к возникновению мутаций, приводящих к гибели одних групп и эволюции других, как это делает Шиндевольф (O. H. Schindewolf, 1954, 1956), явно неправильно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По мере освоения зоологами и палеонтологами эволюционных идей Дарвина вопросы эволюции и филогении животных становились для них ведущей проблемой, которая разрабатывалась методом тройного параллелизма (сравнительная анатомия, эмбриология и палеонтология), при-

чем с установлением зоологами основ эволюции и филогении, все большее значение в разработке этой проблемы начала получать палеонтология.

Прогресс в физиологии, биохимии, экологии, паразитологии внес новые методы выяснения родственных отношений в животном мире, рост палеонтологии, в которой уже возникли почти все эти дисциплины, и ряд ошибок в филогенетических построениях зоологов, основанных на тройном методе, показали недостаточность этого метода и необходимость участия комплекса биологических дисциплин в решении вопросов эволюции и филогении животных.

Неразрывность и взаимодействие между организмами и условиями жизни и положение мира животных как части объективно существующего мира, приводят к необходимости привлечения к разработке проблемы эволюции и филогении животных геохимии, литологии, геологии и космогонии, методы которых позволяют выяснить такие вопросы эволюции и филогении животных, которые недоступны биологическим дисциплинам.

Все это заставляет признать, что проблема эволюции и филогении животных составляет часть диалектико-материалистической концепции развития, идея которой должна лежать в основе рациональной разработки вопросов эволюции и филогении.

ЛИТЕРАТУРА

Амалицкий В. П., 1896. О геологическом развитии организмов и земного рельефа, Варшава.

Беклемишев В. Н., 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, Изд. 2-е, переработ. и дополн., Изд-во «Сов. наука», М.— 1958. К вопросу о ранней эволюции моллюсков. Сравнительно-анатомическое значение и функционально-морфологическое толкование организации Neopilina galatheae Lemche, Зоол. ж., т. XXXVII, вып. 4.

Вернадский В. И., 1939. Проблемы биогеохимии. I и II, Изд-во АН СССР, М.

Виноградов А. П., 1935—1944. Химический элементарный состав организмов моря, ч. 1—3, Тр. геохим. лабор. АН СССР.— 1953. The elementary chemical composition of marine organisms, Mem. Sears Foundation for Marine Research. New Haven, Yale Univ.

Возникновение жизни на Земле, 1957. Сб. докл. на Международн. совещ., М.

Воскресенский К. А., 1948. Пояс фильтраторов как биогидрологическая система моря, Тр. гос. океаногр. ин-та, 6(18)

Геккер Р. Ф., 1957. Основы палеоэкологии, Госгеолтехиздат, М.

Гиляров М. С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР, М.

Гинецинский А. Г., 1945. Основные направления в физиологии центральной нервной системы, Усп. биол. наук в СССР.

Давиташвили Д. Ш., 1940. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина, Изд-во АН СССР, М.—Л.— 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней, М.— Л.

Давыдов К. Н., 1908. Наблюдения над процессом регенерации у Enteropneusta, Зап. Акад. наук, физ.-мат. отд., 22, 10.

Докучаев В. В., 1883. Русский чернозем, СПб.

Ежиков И. И., 1939. Соотношение онтогенеза и филогенеза, Усп. совр. биол., 11, 2.— 1940. Учение о рекапитуляции и его критики, В кн. Ф. Мюллера и Э. Геккеля «Основной биогенетический закон».

Зенкевич Л. А., 1951. Моря СССР, их фауна и флора, Учпедгиз, М.

Иванов А. В., 1947, 1949. Строение и развитие эндопаразитического брюхоногого моллюска Parenteroxenos Dogieli A. Iwanow (семейство Entoconchidiae), т. I и II, Изв. АН СССР, сер. биол. 1 и 2.— 1957. Материалы по эмбриональному развитию Pogonophora, Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 8.

Иванов А. Н., 1939. Биогенетический закон и исследование филогенеза в палеонтологии, Уч. зап. каф. геол. Моск. гос. пед. ин-та, 1.

Иванов П. П., 1944. Первичная и вторичная метамерия тела, Ж. общ. биол., 2.

Карпевич А. Ф., 1955. Некоторые данные о формообразовании у двустворчатых моллюсков, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 1.

Кнорре А. Г., 1937. Распространение паразитизма в животном царстве. Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, сер. биол., 3, 4 — 1937а. Распространение паразитов в хозяевах и проблема специфичности, там же.

Коржуев П. А., 1949. Эволюция дыхательных пигментов крови, Изд-во АН СССР, М.

Коштоянц Х. С., 1957. Основы сравнительной физиологии, т. II, М.
Крепс Е. М., 1933. Сравнительная биохимия мышцы и эволюционное учение, Природа, 8—9.— 1958. Brain metabolism in the evolution of vertebrates. Proc. XV, Intern. Congr. Zool., London.
Ливанов Н. А., 1955. Пути эволюции животного мира, М.
Личков Б. Л., 1945. Геологические периоды и эволюция живого вещества, Ж. общ. биол., 6, 3.— 1954. Об энергетике Земли и причинах тектонических явлений, Геол. сб. Львовск. геол. о-ва, 1.— 1956. О связи между изменениями структуры Земли и изменениями климата, В кн. «Чтения памяти Л. С. Берга», I—III, 1952—1954.
Макаров П. В., 1938. Проблема общего и клеточного наркоза, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 19, 1—2.
Матвеев Б. С., 1937. Задачи, проблемы и соотношения онтогенеза и филогенеза, Изв. АН СССР, сер. биол.— 1947. Роль эмбриологии в изучении закономерностей эволюции, Зоол. ж., 26, 5.— 1957. О преобразовании функции в индивидуальном развитии животных. (Значение учения А. Н. Северцова о типах филогенетических изменений органов при изучении индивидуального развития), Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 1.
Мордвилко А. К., 1934. On the evolution of Aphids, Arch. Naturgesch., Abt. B, Neue Folge, 3, 1.
Мур Р., 1957. Беспозвоночные животные и геохронологическая школа, В сб. «Земная кора», Изд-во иностр. лит., М.
Опарин А. И., 1957. Возникновение жизни на Земле, М.
Парамонов А. А., 1958. Главные направления эволюции фитонематод отрядов рабдитид и тиленхид (Rhabditida et Tylenchida), Зоол. ж., т. XXXVII, вып. 5.
Руженцов В. Е., 1939. Значение онтогенеза для естественной систематики аммонитов, Изв. АН СССР, сер. биол., 1.—1940. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, XI, 3.
Северцов А. Н., 1948, 1949. Собрание сочинений, т. IV и V.
Стовас М. В., 1951. Критические параллели земного эллипсоида, Изв. Ленингр. ун-та.
Страхов Н. М., 1948. Основы исторической геологии, Госгеолиздат, М.-Л.— 1954. Образование осадков в современных водоемах, Изд-во АН СССР, М.
Федотов Д. М., 1936. Морфологические закономерности эволюции в применении к беспозвоночным, Изв. АН СССР, сер. биол., 5.—1938. Филогения беспозвоночных в СССР за 20 лет, Зоол. ж., т. XVII, вып. 1.— 1945. Эволюционное значение регрессивных изменений онтогенеза, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, 50, 3—4.—1955. Критический разбор основных и некоторых частных обобщений А. Н. Северцова и задачи современной морфологии животных, Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 1.— 1956. Les phénomènes de regression dans le développement de certains insectes supérieurs, Proc. XVI. Intern. Congr. Zool., Copenhagen, 1953.— 1958. Modern methods of developing the problems of animal evolution and phylogeny, Proc. XV. Intern. Congr. Zool., London.
Шванвич Б. Н., 1917. Наблюдения над самкой и рудиментарным самцом Entocolax ludwigi Vogt., Зоол. вестн., 2.
Шимкевич В. М., 1905. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных, СПб., Изд. Вольфа.
Шмальгаузен И. И., 1947. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных, Изд. 4-е, «Сов. наука», М.
Эйгенсон М. С., 1954. Твердая Земля и солнечная активность, Геол. сб. Львовск. геол. о-ва, 1.
Eskola P., 1956. On the geological eras and the factors controlling organic evolution, Verh. kon. Nederl. Geol. Injbouwk. Genootsch. Deel. 16.
Florey E., 1951. Vorkommen und Funktion sensibler Erregungssubstanzen und die abbauenden Fermente im Tierreich, Z. vergl. Physiol., Bd. 33, H. 3.
Grobben K., 1908. Die systematische Einteilung des Tierreichs, Verh. Zool.-Bot. Ges., Wien.
Hadži J., 1944. Turbelarijska Teorija knidarijev, Sloven. Akad. Znan. in Umetnosti v Ljubljane. Dela 3.
Hatschek B., 1888. Lehrbuch der Zoologie, Leipzig.
Hubrecht A. A. W., 1887. The relation of the Nemertea to the Vertebrata, Quart. J. Micr. Sci., N. S., 26.
Korschelt E. u. Heider K., 1936. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere, Jena, Bd. I—II.
Müller F., 1864. Für Darwin, Leipzig.
Neumayr M., 1889. Die Stämme des Tierreichs, Wien und Prag.
Patten W., 1912. The evolution of the Vertebrates and their kin, Philadelphia, I—XXI.
Prosser C. L., 1952. Comparative animal physiology, Philadelphia and London.
Rauther M., 1909. Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden, Ergebnisse u. Fortschritte der Zoologie, 1.
Rensch B., 1954. Die Entstehung des Lebens auf der Erde, Kosmos, 50.
Roche J., 1957. Sur la présence de creatine chez les Invertébres et sa signification biologique. Biochim. et Biophys. Acta, 246, 3.
Rothmaler W., 1949. Die natürliche Ordnung der Lebewesen, Urania, 12.

Runnström J., 1925. Zur experimentellen Analyse der Entstehung von Antedon, Arch. Entw. Mech., 105.
Schindewolf O. H., 1954. Ueber die möglichen Ursachen der großen erdeschichtlichen Faunenschnitte, Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatschr.— 1956. Tektonische Triebkräfte der Lebenstentwicklung, Geol. Rundschau, 45, 1.
Seilacher A., 1956. Der Beginn des Kambrium als biologische Wende, Neues Jhrb. Geol. und Paläontol., Abh., 3, 1/2.
Simroth H., 1940. Ueber den Ursprung der Echinodermen, Verh. Deutsch Zool. Ges., 14.
Wilson A. E., 1957. Life in the Proterozoic, The Proterozoic Canada, R. Soc. Canada Spec. Pap., 2.

MODERN APPROACH TO THE DEVELOPMENT OF THE PROBLEM OF ANIMAL EVOLUTION AND PHYLOGENY

D. M. FEDOTOV

Institute of Animal Morphology, Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

With the assimilation of Darwin's evolutionary ideas by zoologists and paleontologists, the problems of animal evolution and phylogeny became a leading problem which was developed by them by means of the method of triple parallelism (comparative anatomy, embryology and paleontology). The bases of evolution and phylogeny being stated by zoologists, it was paleontology which began to play an ever increasing role in the development of the abovementioned problem.

The advances of physiology, biochemistry, ecology and parasitology introduced new methods of the elucidation of relationships in the animal kingdom. Development of paleontology within which almost all these branches have already arousen, and a number of errors in phylogenic constructions based on triple parallelism showed the insufficiency of this method and the necessity of the application of the whole complex of biological sciences to the solution of the problems of animal evolution and phylogeny.

Indissolubility and interaction between an organism and its conditions of life, as well as the standing of the animal kingdom as a portion of objectively existing world suggest the necessity to enlist geochemistry, lithology, geology and cosmogony to the development of the problem of evolution and phylogeny. The methods of these branches of science enable to elucidate those problems of animal evolution and phylogeny which are inaccessible for biological sciences.

All this leads to the conclusion that the problem of animal evolution and phylogeny makes a portion of the dialectical materialistic conception of the development the idea of which must underly a rational elaboration of the problems of evolution and phylogeny.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ДИВЕРГЕНЦИИ

(НА ОСНОВАНИИ ДАННЫХ СРАВНИТЕЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА НЕКОТОРЫХ ЧЕРТ ФИЗИОЛОГИИ КРОЛИКОВ И ЗАЙЦЕВ В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ИХ ЭКОЛОГИИ)

И. А. АРШАВСКИЙ

Лаборатория возрастной физиологии и патологии Института нормальной и патологической физиологии Академии медицинских наук СССР (Москва)

Отмечаемое в текущем году столетие со дня опубликования «Происхождения видов» Ч. Дарвина вновь и вновь ставит вопрос о роли физиологии в решении ряда проблем эволюционной биологии. До последнего времени проблемы эволюционной биологии решались в основном, если не исключительно, эволюционистами-морфологами.

В 1936 г. А. А. Ухтомский, обобщая и анализируя доклады по сравнительной физиологии, представленные на XV Международном конгрессе физиологов, писал следующее: «Перед молодой наукой сравнительной физиологии стоит задача, с одной стороны, фактически распространить физиологический эксперимент на все животное и растительное царство, с другой — внедрить исторический метод,— метод преемственности,— в изучение того, как складываются и преобразуются физиологические функции еще в микроинтервалах. Бесчисленные новые проблемы возникают здесь. И здесь новая физиология будет находить для себя обновленные и все углубляющиеся связи с новой физикой, а в то же время обновит свое значение для морфологии, не просто следуя за колесницей победительницы, но и давая ей руководящие критерии» (Ухтомский, 1954). Огромное значение для понимания закономерностей эволюционного преобразования функций организма, начиная едва ли не с микроинтервалов времени, может иметь экологическая физиология.

Если считать, что одна из основных задач экологической физиологии должна заключаться в раскрытии физиологических механизмов, обеспечивающих осуществление адаптации целостного организма к условиям его существования, то, очевидно, в этом смысле особенно существенная роль должна принадлежать онтогенетической физиологии. Физиология индивидуального развития, или возрастная физиология по самому существу своему является экологической физиологией, поскольку специфичность физиологических отправлений на каждом этапе онтогенеза не может быть понята иначе, чем форма приспособления к тем совершенно своеобразным и различным условиям среды, с которыми взаимодействует организм в различные возрастные периоды. В решении основных проблем экологической и эволюционной физиологии особенно большое значение должно принадлежать сравнительно-онтогенетической форме анализа.

Сравнительно-экспериментальный анализ особенностей физиологии, преобразующейся в процессе онтогенеза у близких друг к другу форм млекопитающих, позволяет подойти к решению одной из важнейших, по-

видимому, проблем экологии и эволюционной биологии. Мы имеем в виду проблему раскрытия физиологических механизмов, обусловливающих дивергенцию эколого-физиологических признаков.

В настоящей статье излагаются материалы, полученные нами в связи с сравнительно-онтогенетическим изучением некоторых черт особенностей физиологии скелетно-мышечной, дыхательной и сердечно-сосудистой систем у близких друг к другу представителей семейства Leporidae — кроликов и зайцев.

В наших сравнительных исследованиях подопытными животными служили кролики (породы шиншилла) и зайцы-русаки (Lepus europaeus Pall.).

Если опираться на морфологические признаки, являющиеся во многих отношениях сходными у зайцев и кроликов, особенно диких, то, очевидно, трудно понять те механизмы, с помощью которых осуществляется адаптация к тем специфическим экологическим условиям среды, с которыми взаимодействуют те и другие животные. Это относится в особенности к таким системам, как скелетно-мышечная, дыхательная и сердечно-сосудистая.

Уже Ч. Дарвин [1935 (1859)] обращал внимание на необходимость говорить о наличии так называемых «биологических видов» среди весьма близких форм животных, отличающихся друг от друга по экологическим и физиологическим особенностям и весьма мало отличающихся по систематическим (морфологическим) признакам.

Сейчас принято оценивать наблюдаемое в процессе онтогенеза изменение деятельности дыхательной и сердечно-сосудистой систем как следствие из энергетического правила поверхности Бергмана — Рубнера. При этом совершенно не анализируется механизм регистрируемых изменений, оцениваемых лишь как простое следствие из правила поверхности.

Сравнительно-онтогенетическое изучение изменений ритма сокращений сердца и частоты дыхания у различных млекопитающих (собаки, кошки, кролики, зайцы, крысы, морские свинки, крупный рогатый скот) и человека позволило обнаружить, что не у всех млекопитающих организмов происходит то изменение частоты сокращений сердца и дыхания, которое должно соответствовать энергетическому правилу поверхности. В этом отношении существенное различие обнаруживают, с одной стороны, представители отряда грызунов, с другой,— представители хищников. В пределах отряда грызунов резкие различия обнаруживают такие близкие друг другу виды, как зайцы, живущие на открытом пространстве, и кролики, ведущие норный малоподвижный образ жизни (Аршавский, 1949, 1949а, 1951, 1952, 1952а, 1955; Еникеева, 1955; Еникеева и Оганисян, 1951; Еникеева и Штамлер, 1954).

У новорожденных кроликов ритм сокращений сердца колеблется в пределах 280—300 в 1 мин. Относительный вес сердца у них равен 0,058—0,6. К взрослому состоянию естественный ритм сокращений сердца у кроликов сохраняется примерно таким же, что и у новорожденных, между тем как относительный вес сердца снижается до 0,27—0,3.

У новорожденных зайцев ритм сокращений сердца колеблется в пределах 220—260 в 1 мин. Относительный вес сердца, так же, как и у новорожденных кроликов, равен примерно 0,55—0,6. Во взрослом состоянии естественный ритм сокращений сердца снижается до 65—60 в 1 мин., между тем как относительный вес сердца увеличивается до 0,85—0,9. А. В. Кларк (Clark, 1927) пишет, что у взрослых зайцев относительный вес сердца равен 0,7, а у взрослых кроликов — 0,27.

Замедление естественного ритма сердечных сокращений, имеющее место у зайцев, обязано возникновению на определенном этапе постнатального онтогенеза постоянного тонического возбуждения в центрах вагусной иннервации сердца. У кроликов в течение всего постнатального онтогенеза ритм сердечных сокращений регулируется влияниями из центров симпатической иннервации сердца.

На рис. 1 представлена электрокардиографическая регистрация деятельности сердца и фотопневмографическая регистрация дыхания у взрослого кролика и взрослого зайца. Можно видеть, что у взрослого зайца редкий ритм сердечных сокращений сочетается с резко выраженной дыхательной аритмией сердца. У кроликов на всем протяжении постнатального онтогенеза дыхательной аритмии сердца не наблюдается.

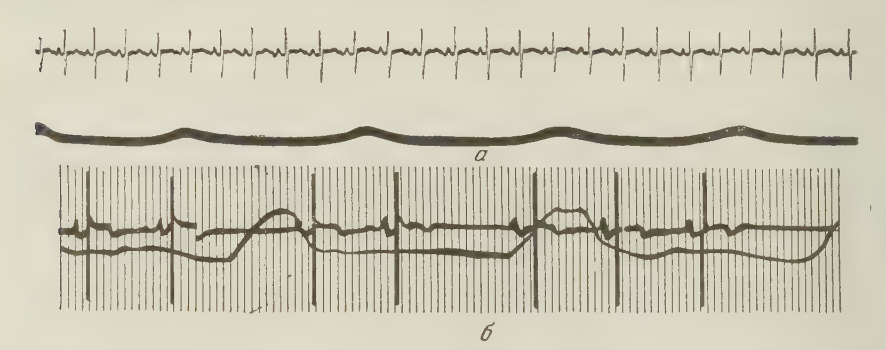


Рис. 1. Электрокардиографическая регистрация деятельности сердца и пневмографическая регистрация дыхания

а — у взрослого кролика, *б* — у взрослого зайца (шлейфный осциллограф)

У кроликов как на ранних, так и на последующих этапах онтогенеза перерезка вагусов или блокирование возможной вагусной импульсации атропином не вызывают изменений в ритме сокращений сердца (рис. 2). Лишь у взрослых кроликов весом 4—5 *кг* можно иногда наблюдать учащение ритма сокращений сердца на 20—40 в 1 мин.

На рис. 3 можно видеть, насколько резко увеличивается ритм сокращений сердца у взрослого зайца после перерезки у него вагусов. Ритм сокращений увеличивается при этом с 60—65 до 200 и даже 240 в 1 мин. У зайцев на ранних этапах постнатального онтогенеза, так же как и у прочих млекопитающих, высокий естественный ритм сердечных сокращений поддерживается постоянным тоническим возбуждением в центрах симпатической иннервации сердца. К сожалению, мы не можем сказать, по вполне понятным причинам, в каком именно возрасте у зайцев в постнатальном онтогенезе возникают первые признаки тонического возбуждения в центрах вагусной иннервации сердца. Помимо новорожденных, в возрасте до 10 дней жизни в нашем распоряжении были зайцы весом 400 и 450 *г*, по-видимому, в возрасте около 1 мес. Ритм сокращений сердца у них равнялся 170—180 в 1 мин. и после перерезки вагусов увеличивался на 40—60 сокращений в 1 мин.

Большинство подопытных зайцев имели вес от 800—1000 *г* до 4—5 *кг*. Нами установлено, что с увеличением веса, т. е. с возрастом, естественный ритм сердечных сокращений все более и более замедляется. Последнее свидетельствует о том, что с возрастом степень тонического возбуждения в центрах вагусной иннервации сердца все более и более увеличивается.

На рис. 4 показана электрокардиографическая регистрация естественного ритма сокращений сердца одновременно во всех трех отведениях у зайца весом 1200 *г* (ритм — 150—160 сокращений в 1 мин.) и у зайца весом 1600 *г* (ритм сокращений 100—110 в 1 мин.). Можно видеть, что наряду со снижением частоты увеличивается степень выраженности дыхательной аритмии сердца.

Как показал специальный анализ, замедление естественного ритма сокращений сердца у зайцев в процессе постнатального онтогенеза находится в прямой зависимости от замедления естественного ритма дыханий.

а

б

в

Рис. 2. Электрокардиографическая регистрация деятельности сердца у кроликов в различные возрастные периоды

Кролики весом: *а* — 85 *г* (2 дня), *б* — 400 *г* (1 мес.), *в* — 3 *кг* (взрослый кролик); в каждом отрезке верхняя часть до перерезки вагусов, нижняя — после их перерезки; нижняя линия в каждом отрезке — время в сек.

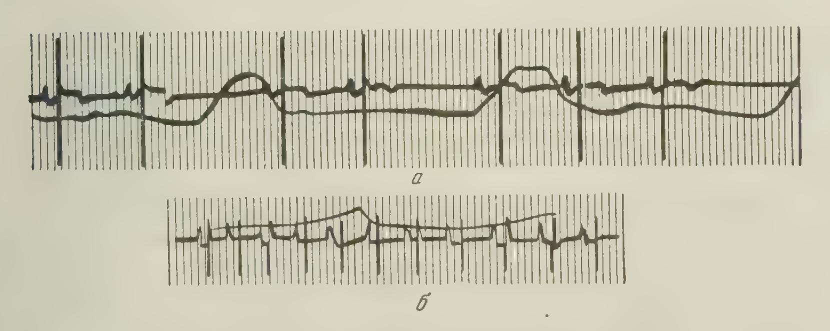


Рис. 3. Электрокардиографическая регистрация деятельности сердца у взрослого зайца

Верхний отрезок (*а*) — до перерезки, нижний (*б*) — после перерезки вагусов

У новорожденных кроликов естественный ритм дыханий колеблется в пределах 60—100 в 1 мин., примерно тот же ритм наблюдается и у взрослых особей. У новорожденных зайчат естественный ритм дыханий колеблется в пределах 60—80 в 1 мин. К взрослому состоянию он замедляется до 12—15 в 1 мин. В связи с изменением естественного ритма дыханий находится изменение объема грудной клетки и относительного веса легких, который у взрослых кроликов равен 0,36, а у взрослых зайцев — 1,2.

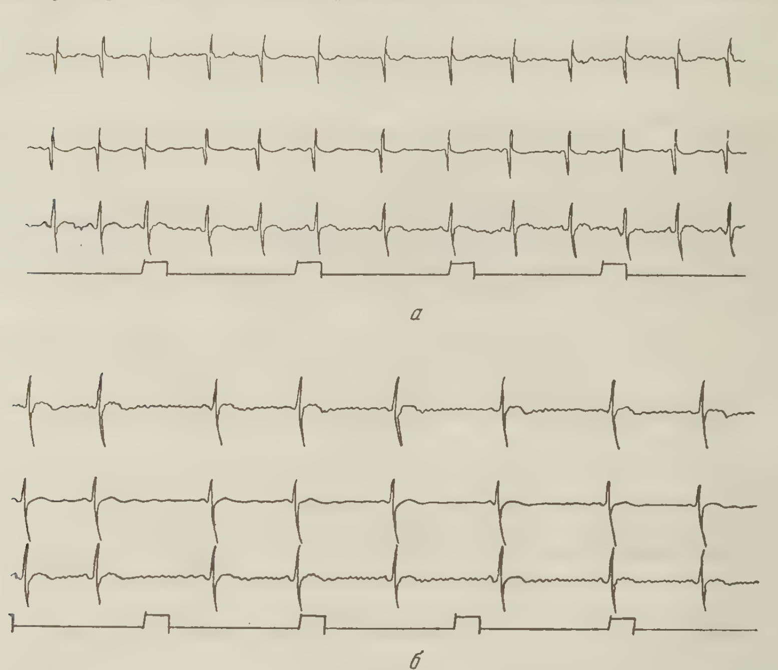


Рис. 4. Электрокардиографическая регистрация деятельности сердца у зайцев разного возраста

а — весом 1200 *г*. *б* — весом 1600 *г*. Электрокардиографическая регистрация одновременно во всех трех отведениях; нижняя линия — время в сек.

П. А. Коржуев и Н. Л. Гольдфарб (1954) обнаружили, что взрослые кролики и взрослые зайцы отличаются друг от друга и по величине кислородной емкости крови. Так, количество компонентов крови, осуществляющих транспорт кислорода — гемоглобина и эритроцитов у зайцев выше, чем у кроликов.

Интересно отметить, что у кроликов раннего возраста до 10—12-го дня жизни сравнительно высок не только относительный вес сердца, но и относительный вес легких. У крольчат в возрасте до 10—12 дней жизни относительный вес легких равен 1,1—1,2. Соответствующих данных для зайчат раннего возраста мы не имеем. Вес новорожденных зайчат равен 80—90 *г*. К взрослому состоянию вес зайцев достигает величины, равной 4—5 *кг*, т. е. в процессе постнатального онтогенеза вес увеличивается примерно в 50 раз.

Приведенные выше данные об изменении частоты сокращений сердца и дыханий в процессе постнатального онтогенеза позволяют полагать, что у зайцев эти изменения в основном соответствуют требованиям, вытекающим из энергетического правила поверхности. Вес новорожденных кроликов равен 40—50 *г*. Взрослые кролики весят 4—5 *кг*, т. е. в процессе постнатального онтогенеза их вес увеличивается примерно в 100 раз. Приведенные выше данные позволяют прийти к заключению, что у кроликов в процессе постнатального онтогенеза изменения деятельности

дыхания и сердца осуществляются вопреки энергетическому правилу поверхности.

Как показали наши исследования, кролики являются не единственными животными, составляющими исключение из этого правила. Как показал специальный анализ, изменение естественного ритма дыханий находится в прямой зависимости от изменения функционального состоя-

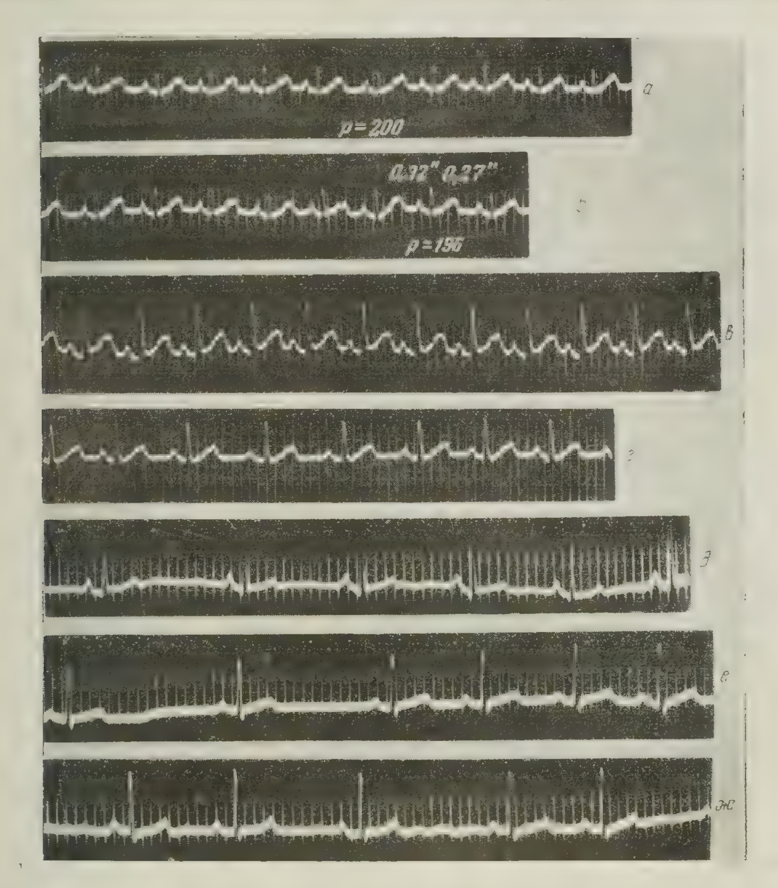


Рис. 5. Электрокардиографическая регистрация естественного ритма сокращений сердца у собак различного возраста

а — 3 дня, *б* — 6 дней, *в* — 18 дней, *г* — 34 дня, *д* — 2 мес., *е* — 3 мес., *ж* — 4 мес. Интервал между вертикальными линиями — 1/20 сек.

ния скелетной мускулатуры в процессе постнатального онтогенеза, т. е. от постепенного повышения уровня лабильности скелетной мускулатуры и степени выраженности двигательной активности. Последнее обусловливает все увеличивающийся в процессе постнатального онтогенеза размер проприоцептивной импульсации, преобразующей дыхательный центр на новые уровни лабильности.

Экспериментальное доказательство этого положения нами получено в опытах на собаках различного возраста. У собак, так же, как и у зайцев, начиная с определенного этапа постнатального онтогенеза, ритм сокращений сердца регулируется изменением степени тонического возбуждения в центрах вагусной иннервации сердца.

На рис. 5 приведены кривые электрокардиографической регистрации естественного ритма сокращений сердца у собак различного возраста.

Можно видеть, что с возрастом у собак, так же, как и у зайцев, естественный ритм сокращений сердца все более и более снижается и возникновение закрепленного постоянного тонического возбуждения в центрах вагусной иннервации сердца находит выражение в дыхательной аритмии сердечных сокращений.

У щенков первые признаки тонического возбуждения в центре вагусной иннервации сердца возникают на 16—18-й день жизни, когда в осуществление позы стояния вовлекаются не только передние, но и задние конечности.

У кроликов в возрасте 14—16 дней, когда специфическая для них поза стояния уже реализована не только с помощью передних, но и задних конечностей, естественный ритм сокращений сердца не только не снижается, но даже несколько увеличивается (на 20—30 в 1 мин.). Это обусловлено подкреплением тонического возбуждения центра симпатической иннервации сердца. Относительный вес сердца снижается до 0,39.

У щенков в первые 2—3 недели жизни мы перерезали поперек спинной мозг на границе грудных и поясничных сегментов. В другой серии опытов производилась полная денервация мышц задних конечностей. Эта операция исключала не только возможность возникновения правильной позы стояния с участием задних конечностей, но и способность нормально передвигаться в пространстве (Еникеева, 1954; 1958).

Установлено, что исключение возможности осуществления позы стояния (посредством задних конечностей) и тем самым возможности свободного передвижения в пространстве одновременно исключает то типичное замедление естественного ритма дыханий и естественного ритма сокращений сердца, какое возникает в соответствующем возрасте у нормально развивающихся собак. У некоторых оперированных щенков, выхоженных до 3—7-месячного возраста, сохранился естественный ритм дыханий и сокращений сердца, близкий таковому у новорожденных.

Специальным анализом мы установили, что механизм возникновения постоянного тонического возбуждения в центре вагусной иннервации сердца связан с постепенным замедлением естественного ритма дыханий в процессе постнатального онтогенеза. В ранние возрастные периоды высокому ритму дыханий соответствует и более высокий уровень парциального давления кислорода в альвеолах легких, а следовательно, и в плазме крови. У взрослой собаки содержание кислорода в выдыхаемом воздухе равно 15,0—14,5%, а при более редком дыхании (15—16 в 1 мин.) — 14,0%. У щенков раннего возраста содержание кислорода в выдыхаемом воздухе составляет 19,0%. В процессе постнатального онтогенеза по мере снижения естественного ритма дыханий парциальное давление кислорода в альвеолах легких, а следовательно, и в плазме крови постепенно снижается. Когда при снижении парциального давления кислорода последнее достигает уровня, делающегося адекватным раздражителем для хеморецепторов синокаротидной и сердечно-аортальной зон, возникающая в них импульсация обусловливает рефлекторное возникновение постоянного тонического возбуждения в центре вагусной иннервации сердца (рис. 6).

Чем же объяснить то, что у кроликов, в отличие от зайцев, в течение всего постнатального онтогенеза не возникает тонического возбуждения в центрах вагусной иннервации сердца? Будучи близкими в систематическом отношении, кролик и заяц являются, однако, весьма различными в отношении экологическом. Кролик — норное животное. При переходе к самостоятельному питанию он продолжает вести норный образ жизни и поэтому ему не приходится предпринимать каких-либо значительных передвижений в пространстве. В отличие от кроликов, зайцы нор не роют. Они всю жизнь обитают на поверхности почвы, спасаясь от врагов бегством. Кролик спасается от врага в нору. Взрослый кролик при принудительном беге в колесе учащает ритм сердца до 300—320 сокращений

в 1 мин., отправляясь от ритма 270—280 в 1 мин. У кролика диапазон между естественным и максимальным ритмом, или то, что мы называем потенциальной лабильностью сердца, составляет максимум 40—60 сердечных сокращений в 1 мин. У зайца потенциальная лабильность сердца составляет 250 сокращений в 1 мин. Это дает зайцам возможность увеличить минутную отдачу сердца до весьма значительных величин, благодаря чему он способен осуществить во время бега со скоростью 50 *км* в 1 час огромную мышечную работу, по величине и нагрузке совершенно немыслимую для кроликов. Сказанное в отношении сравнительной потенциальной лабильности сердца сохраняет силу и в отношении сравнительной потенциальной лабильности дыхательного центра. Различия в особенностях нервной регуляции деятельности сердца — симпатической у кролика и вагусной у зайца — делают понятным вышеуказанное резко выраженное различие в относительном весе сердца (у кроликов 0,3, а у зайцев 0,8—0,9).

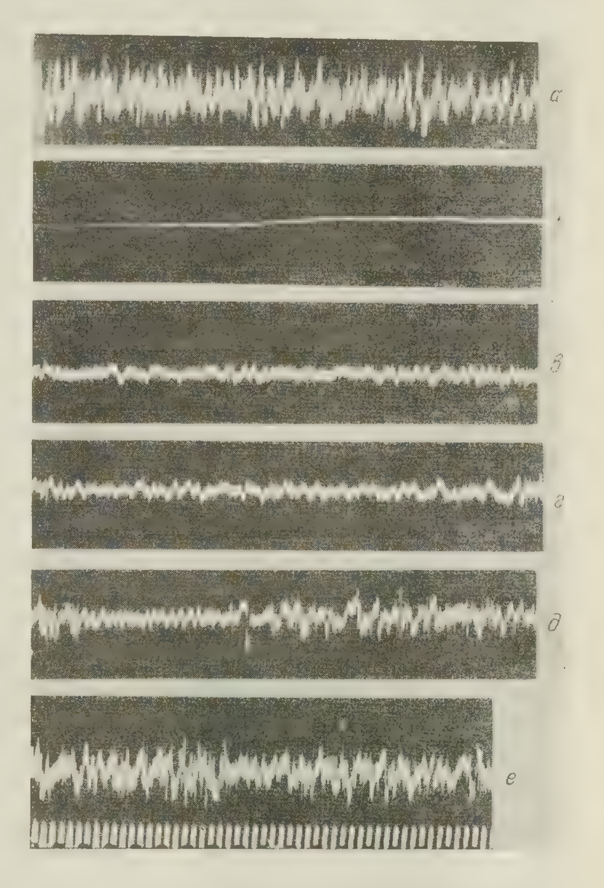


Рис. 6. Осциллографическая регистрация потенциалов действия с центрального отрезка правого блуждающего нерва (во всех случаях чувствительность одна и та же — 80 μv, 1 *мм*) у собак различного возраста

а — взрослая собака; щенки; *б* — 15 дней, *в* — 30 дней, *г* — 1,5 мес., *д* — 3 мес., *е* — 8 мес.

Что же достигается влиянием нормально развивающейся скелетной мускулатуры в процессе постнатального онтогенеза на становление и преобразование деятельности дыхательной, а тем самым и сердечно-сосудистой, системы?

Развивая учение Н. Е. Введенского (1953) о лабильности, мы на основании данных наших исследований ввели понятие потенциальной лабильности. С понятием потенциальной лабильности мы связываем диапазон между текущим естественным ритмом возбуждений, в котором работает соответствующий орган или система органов, и тем максимальным ритмом возбуждений, который они способны воспроизвести в единицу времени. Данные анализа позволяют прийти к заключению, что влияние скелетной мускулатуры сказывается прежде всего в повышении потенциальной лабильности дыхательной системы. Это достигается снижением естественного ритма дыханий. Наряду со снижением естественного ритма дыханий, растет относительный вес легких, вследствие чего увеличивается способность повышать минутную легочную вентиляцию при переходе от так называемого покоя к рабочему состоянию. В связи с изменениями дыхательной системы значительно возрастает и потенциальная

лабильность сердца. У кроликов в течение всего индивидуального развития, вследствие сохраняющейся симпатической регуляции ритма сердечной деятельности, потенциальная лабильность сердца невелика. У зайцев с возникновением тонического возбуждения центра вагусной иннервации потенциальная лабильность сердца возрастает тем выше, чем более редкого ритма достигает сердце у взрослого животного. Совершенно очевидно, как значительно при этом увеличиваются возможности минутной отдачи сердца. Повышая потенциальную лабильность дыхательной и сердечно-сосудистой систем, скелетная мускулатура вместе с тем повышает свою собственную потенциальную лабильность и тем самым значительно повышает свои рабочие возможности. Можно полагать, что у диких кроликов в отличие от одомашненных, в частности от исследованных нами кроликов породы шиншилла, имеет место постоянное тоническое возбуждение в центре вагусной иннервации сердца. Еще Ч. Дарвин (1868) обратил внимание на то, что у диких кроликов после их перевода в условия жизни домашних вес сердца уменьшился на 25%. Относительный вес сердца, а значит и объем его, как это следует из приведенных выше данных, при прочих равных условиях находится прежде всего в очевидной зависимости от степени выраженности тонического возбуждения в центрах вагусной иннервации сердца.

В настоящей статье мы лишены возможности останавливаться на других особенностях физиологии, типичных, с одной стороны, для кроликов, с другой — для зайцев. Остановимся весьма кратко на таких важных особенностях, как своеобразие вскармливания новорожденных зайцев и кроликов. Исследованиями, выполненными в нашей лаборатории, установлено, что у новорожденных млекопитающих, таких, как собака, интервал между очередными возбуждениями пищевого центра равен $2^1/_2$—3 час. и определяется временем эвакуации из полости желудка молока, высасываемого при каждом акте кормления. В отличие от взрослых собак, у щенков раннего возраста стенки желудка еще не обладают свойствами пластического тонуса. В связи с этим новорожденные щенки при каждом акте кормления высасывают молоко в количестве, почти строго соответствующем емкости их желудка. Отсюда в значительной мере происходит и столь частый ритм кормления молоком матери, свойственный едва ли не всем или во всяком случае подавляющему большинству новорожденных млекопитающих. Это свойственно также новорожденным крысам и мышам. У последних интервал между очередными возбуждениями пищевого центра равен $1^1/_2$—2 час. У новорожденных зайчат интервал между кормлениями молоком матери, в отличие от остальных млекопитающих, является необычайно длительным, колеблясь в пределах 2—3 суток. Столь длительный интервал можно понять, принимая во внимание особенности экологии, типичные для зайцев. Представляет огромный интерес то, что и у новорожденных кроликов, невзирая на норный образ жизни и, казалось бы, отсутствие необходимости редкого кормления молоком матери, интервалы между очередными возбуждениями пищевого центра также необычайно длительны. Крольчиха кормит своих новорожденных крольчат один и лишь в отдельных случаях два раза в сутки: с наступлением темноты и непосредственно перед рассветом. Хотя ритм кормлений молоком матери у новорожденных крольчат более частый, чем у новорожденных зайчат, вместе с тем он является гораздо более редким по сравнению с ритмом кормлений у остальных новорожденных млекопитающих. Специфическим особенностям вскармливания молоком матери у новорожденных кроликов соответствуют особенности эластических свойств, какими характеризуются у них стенки желудка. Как показали исследования, выполненные в нашей лаборатории П. С. Кравицкой (1958), стенки желудка кролика с момента рождения и до взрослого состояния обладают «пассивным» пластическим тонусом. «Активный» пластический тонус, свойственный взрослым собакам и возникающий у щенков лишь с 16—18-го дня жизни, у кроликов в течение всей их постнатальной жизни отсутствует. Однако как в случае «активного» пластического тонуса, так и в случае «пассивного» пластического тонуса желудок может заполняться пищей в широко варьируемых пределах. Упругие свойства стенок желудка у кроликов в период вскармливания их молоком матери невелики, не совершенны. Указанные свойства обеспечивают новорожденным кроликам возможность кормиться 1—2 раза в сутки, т. е. однократно получать молоко, относительное количество которого во много раз превышает относительное количество молока, потребляемого за сутки, например, новорожденными щенками. Необходимо также обратить внимание и на то, что время эвакуации высосанного молока из полости желудка находится в зависимости не только от относительного его количества, принимаемого при каждом акте кормления, но и от его качественного состава. Так, содержание белка в молоке кормящей собаки равно 9,5%, а в молоке кормящей крольчихи — 15,5%. Содержание жира в молоке кормящей крольчихи равно 10,5%, а в молоке кормящей зайчихи — 23,5% (Мантейфель, Распопов, Исаков и Любимов, 1935).

Возвращаясь к вопросу о роли скелетной мускулатуры как фактора и механизма, обусловливающего преобразование деятельности дыхательной и сердечно-сосудистой систем, необходимо отметить то большое значение, какое имело приобретение в процессе эволюции не только у зайцев, но и других млекопитающих, вагусной регуляции деятельности сердца, повышающей потенциальную лабильность сердца. Это увеличивает степень экологической валентности животных и обусловливает их эвритопность или эврибионтность.

Млекопитающие, у которых развитие скелетной мускулатуры не коррелирует с соответствующим повышением потенциальной лабильности дыхательной и сердечно-сосудистой систем, характеризуются более узкими формами приспособления (типа идиоадаптаций, по А. Н. Северцову), что обусловливает стенобионтный характер их существования.

Вместе с тем полученные данные позволяют понять физиологический механизм дивергентного расхождения в случае, когда различные представители одного и того же вида подвергаются влиянию неодинаковых изменений условий существования или в случае необходимости выхода из конкуренции в связи с борьбой за одни и те же источники питания. Отметим, кстати, что дивергенция некоторых физиологических признаков в процессе онтогенеза у кроликов и зайцев начинается еще в антенатальном периоде, что сказывается, в частности, в различной продолжительности беременности — у кроликов 30—31 день, а у зайцев 50—54 дня.

По аналогии с морскими свинками мы рассматриваем соответствующее увеличение длительности внутриутробного развития у зайцев как физиологическую форму перенашивания беременности, имеющую огромное адаптивное значение в связи с различием особенностей экологии кроликов и зайцев. Перенашивание беременности у зайцев (так же, как и у морских свинок) — физиологическое явление, позволяющее им рожать так называемых зрелых новорожденных. В постнатальном периоде новорожденные зайчата могут быть отделены от матери уже после первого кормления ее молоком. Через 7—10 дней после рождения зайчата начинают питаться травой. Крольчата лишь на 15—20-й день жизни начинают выходить из гнезда. Кормление молоком матери длится не меньше 1 месяца. Полное отделение от матери происходит еще позднее. Из сказанного видно, что различие форм взаимодействия с условиями среды у кроликов и зайцев начинает сказываться уже на самых ранних этапах их индивидуального развития.

В заключение мы позволим себе, в порядке обсуждения полученных данных, сделать некоторые обобщения эволюционно-биологического характера.

Как известно, одним из самых трудных вопросов эволюционной биологии, заставляющих многих биологов отходить от позиций дарвинизма и склоняться к признанию ламарковских факторов в процессе эволюции, является вопрос о способах перехода целостного организма от жизни в одних условиях, к которым он уже был полностью адаптирован, к жизни в других условиях среды, с иным комплексом факторов физического и биотического окружения. Дарвиновское представление о роли естественного отбора в процессе эволюции опирается на так называемый закон изменчивости, согласно которому в потомстве всех организмов появляются разнообразные индивидуальные уклонения от признаков родителей. Это то, что позднее стали обозначать понятием мутационной изменчивости (по Ч. Дарвину — неопределенной изменчивости), пассивно подставляемой к соответствующим меняющимся условиям среды. Еще Ф. Энгельс обратил внимание на то, что Ч. Дарвин не углублялся в анализ причин, обусловливающих возникновение изменчивости. Отвлекаясь от причин, вызывающих изменения в отдельных особях, Ч. Дарвин интересовался главным образом тем, как отдельные индивидуальные ук

лонения, закрепляемые естественным отбором, усиливаются и превращаются в признаки расы, разновидности и, наконец,— вида. Если принять во внимание, что в целостном организме смена и преобразование функций должны касаться всей организации и что возникающие изменения должны быть согласованы не только с условиями внешней среды, но и между собой, то возникает вполне естественное и законное сомнение: достаточно ли для понимания глубоких преобразований в организме признания руководящей роли естественного отбора наследственных изменений лишь отдельных признаков или строения и функции отдельных органов. Естественный отбор может быть эффективным при условии, если он действует не на отдельные признаки, могущие иметь приспособительное значение в новых условиях измененной среды, а лишь тогда, когда он действует на организм в целом.

Наши многолетние исследования позволяют прийти к следующему заключению. Ведущим творческим фактором, обусловливающим возникновение новых форм физиологических отправлений и соответствующих им структур, в связи с изменением условий среды, является прежде всего сам организм, а именно активно осуществляемые им рефлекторные реакции. Последние опираются на преобразование и возникновение новых систем констеляций в совокупности центральных звеньев, в которых под влиянием новых раздражений среды создаются стойкие доминантные очаги возбуждения. Уже А. А. Ухтомский (1950, 1950а) указывал на то, что доминанте принадлежит существенная роль в процессе новообразования реакций организма на изменяющиеся условия среды. Во вновь возникающей системе констеляции существенное значение принадлежит кортикальному звену. В свете той роли, какую мы приписываем доминантному механизму как ведущему творческому фактору в изменении и преобразовании организмов в онтогенетической, а следовательно, и в филогенетической эволюции, естественный отбор мы рассматриваем как фактор, с одной стороны, закрепляющий те организмы, которые осуществили соответствующие рефлекторные адаптивные реакции, и, с другой стороны, одновременно элиминирующий те организмы, которые не осуществили требующихся от них адаптивных реакций.

Из сказанного очевидно, что нет достаточных оснований признавать естественный отбор как творческий фактор эволюции. Творческим фактором в процессе эволюции является прежде всего сам организм — его способность осуществлять соответствующие приспособительные реакции на меняющиеся условия среды обитания. С этой точки зрения естественный отбор также не может иметь значения фактора, создающего новые формы приспособления к меняющимся условиям среды, как это утверждают некоторые авторы (Камшилов, 1939 и др.). Естественный отбор выступает лишь вторично, в качестве фактора, закрепляющего соответствующие приспособления, а не создающего их. В литературе неоднократно указывалось, что приспособление к новым условиям среды не может осуществляться за счет естественного отбора и закрепления строго определенного признака — одного или даже нескольких, но отдельно взятых.

В целостном организме изменение деятельности одного органа обусловливает корелятивное изменение деятельности прочих систем органов. Одним из убедительных аргументов в пользу этого положения являются выше приведенные данные об изменении деятельности дыхательной и сердечно-сосудистой систем в связи с преобразованием деятельности скелетной мускулатуры. Принцип коррелятивной изменчивости как единственную реальную форму изменения целостного организма Ч. Дарвин характеризовал как «таинственный закон соотошения (корреляции)». Принцип доминанты, опирающейся на функциональную констеляцию соответствующих центральных звеньев, является едва ли не единственным и основным физиологическим механизмом, позволяющим в

настоящее время снять покров таинственности с закона соотношения (корреляции).

Возникновение новых систем констеляции как реакция на изменившиеся условия среды сочетается с одновременным изменением лабильности (в смысле Н. Е. Введенского) различных органов и систем органов, т. е. с изменением скорости осуществляемых ими реакций. В результате физиологических преобразований возникают соответствующие морфологические изменения в органах. Помимо вышеуказанных примеров, относящихся к изменению размеров сердца и легких, не меньший интерес представляют те преобразования, которые испытывают задние и передние конечности зайцев по сравнению с таковыми у кроликов. У зайцев масса мышц задних конечностей в четыре раза больше массы мышц передних конечностей, а у кроликов — лишь в два раза больше.

Естественно считать, что в преобразовании задних конечностей по сравнению с передними существенная роль принадлежит не только скорости осуществления реакций в соответствующих мышцах, но и тому механизму перераспределения крови, который известен в физиологии под названием рефлекса Ловена (Аршавская, 1948).

В свое время А. А. Ухтомский (1928) подчеркивал то значение, какое может иметь принцип доминанты для анализа и понимания энергетических проблем организма (Ухтомский, 1951). «В понятии доминанты,— писал А. А. Ухтомский,— скрывается та мысль, что организм представляет из себя более или менее определенный энергетический фонд, который расходуется в каждое мгновение преимущественно по определенному вектору и тем самым снимаются с очереди другие возможные работы». Последнее, как известно, достигается сопряженным торможением в центральной нервной системе. Однако каким образом достигается наиболее экономная и целесообразная утилизация тех источников энергии, которыми располагает организм в текущий период времени, используя их, главным образом, для трат в работающих органах? Э. И. Аршавской обнаружено, что рефлекс Ловена, именно с точки зрения учения о доминанте, имеет огромное физиологическое значение, так как позволяет понять, каким образом изменением кровоснабжения и, тем самым, доставки источников энергии достигается возможность сосредоточения работы лишь в определенных органах. В свете сказанного естественно считать, что рефлекс Ловена имеет, по-видимому, немаловажное морфогенетическое значение, обеспечивая через длительное изменение функции и соответствующие преобразования формы, относящиеся не только к мышцам, но и к костям. В этом смысле можно понять не только различия в величине и пропорциях между конечностями у кроликов и у зайцев, но более тонкие различия. Так, например, у зайца локтевая кость, особенно нижняя часть ее, гораздо тоньше лучевой (примерно в два раза). Напротив, у кролика локтевая кость заметно толще лучевой и лежит она преимущественно сбоку, что обусловлено приспособлением к вращению конечности, связанному с рытьем нор.

Стойкое изменение скорости осуществления реакций, в связи с меняющимися условиями среды, является едва ли не основным физиологическим механизмом, обусловливающим дивергентное преобразование организмов и тем самым возможность возникновения новых видов. Фактором видообразования является сам организм. Естественный отбор и такой фактор, как, например, пространственная изоляция, являются факторами, лишь закрепляющими то, что достигается прежде всего рефлекторными реакциями самого организма. Сами по себе ни естественный отбор, ни пространственная изоляция без того, что нами выше обозначено как творческие реакции самого организма, не могут служить факторами видообразования. Изменение скорости осуществления реакций, т. е. изменение лабильности, опирается на принцип усвоения ритма, сформулированный А. А. Ухтомским (1951, 1951а). Мы уже указывали, что

усвоение ритма по самому существу своему представляет эволюционный процесс, осуществляемый в микроинтервалах времени. В результате постепенно накапливаемых преобразований возникают соответствующие структурно-морфологические изменения, обнаруживаемые лишь через различные макроинтервалы времени.

Таким образом, первым физиологическим основанием для дивергенции является то изменение лабильности или скорости осуществления реакций в соответствующих системах органов, которое в билогии давно известно под обобщенным названием «гетерохрония». Говоря о гетерохронии, как об основе дивергенции, мы вкладываем в это биологическое понятие то физиологическое содержание, которое дано в вышеприведенных материалах настоящей статьи.

Пока мы лишены возможности говорить о реальных, прежде всего, физиологических механизмах, с помощью которых достигается наследственное закрепление тех изменений и преобразований, которые возникают у дивергирующих представителей того или иного вида на соответствующем этапе онтогенеза. Повторяющееся суммирование одних и тех же изменений от поколения к поколению, начиная с мельчайших преобразований в микроинтервалах времени, в конечном счете, посредством наследования приводит к преобразованию и тем самым к новообразованию не только отдельных пород, видов, но и более крупных таксономических единиц. Естественный отбор прежде всего закрепляет соответствующие фенотипические преобразования организма, независимо от его генотипических данных, после чего можно полагать, настойчиво повторяющиеся фенотипические изменения обусловливают и постепенное преобразование генотипа. Сказанное лишь повторяет основные положения нашей отечественной биологии, начиная с К. А. Тимирязева (1949), и нашей отечественной физиологии, начиная с И. М. Сеченова (1935) (Н. Е. Введенский, 1917; И. П. Павлов, А. А. Ухтомский).

Изложенное в настоящей статье понимание физиологического механизма причин дивергенции, по-видимому, является весьма близким к тому пониманию, которое в нашей стране, в течение ряда лет развивает Н. И. Калабухов (1950, 1954). Опираясь на данные исследований, выполненных на близких друг другу формах животных, Н. И. Калабухов приходит к заключению, что возникновение различных проявлений внутривидовой изменчивости происходит в результате первоначальных сдвигов функций организма, в связи с изменением условий существования, и закрепления возникающих функциональных сдвигов естественным отбором. При этом Н. И. Калабухов считает, что в процессе дивергенции у животных вначале имеет место изменение особенностей их поведения, затем физиологических приспособлений в узком смысле этого слова и, наконец, особенностей строения их тела.

Мы полагаем также, что наше понимание механизма возникновения процесса дивергенции является во многом созвучным тому пониманию причин этого процесса, которое дается в работах зоологов школы А. Н. Северцова. Мы имеем в виду прежде всего работы Б. С. Матвеева (1940), В. В. Васнецова (1946), С. Г. Крыжановского (1950), и С. В. Емельянова (1958).

Приведенные в статье положения представляют собой попытку дать физиологическую теорию дивергентной природы эволюции, опирающуюся на закономерности, установленные школой Введенского-Ухтомского.

ЛИТЕРАТУРА

Аршавская Э. И., 1948. Рефлекс Lovén'а в онтогенезе, Физиол. ж. СССР, т. XXXIV, № 2.

Аршавский И. А., 1949. Биогенетический закон в свете данных онтогенеза, Зоол. ж., т. XXVII, вып. 2.— 1949а. Принципы так называемой двойной антагонистической иннервации и регуляции деятельности различных систем органов в свете данных онтогенеза. Сб. «Проблемы советской физиологии, биохимии и фармаколо-

гии», т. 2.— 1951. Принципы и механизмы преобразования физиологических отправлений в онтогенезе, Тр. конф. по возрастным изменениям обмена веществ и реактивности организма, Изд-во АН УССР.— 1952. Значение Н. Е. Введенского в разработке проблем эволюционной и возрастной физиологии, Физиол. ж. СССР, т. XXXVIII, № 2.— 1952а. О взаимных отношениях в деятельности дыхательной и сердечно-сосудистой систем в различные возрастные периоды, Сб. «Нервная регуляция кровообращения и дыхания», М.— 1955. Биогенетический закон в связи с периодичностью отногенеза Ж. общ. биол., № 6.
Васнецов В. В., 1946. Дивергенция и адаптация в онтогенезе, Зоол. ж., т. XXV, вып. 3.
Введенский Н. Е., 1917. О современных течениях в физиологии. Русск. физиол. ж., вып. 1.— 1953. Возбуждение, торможение и наркоз. Полн. собр. соч., т. IV, Л.
Дарвин Ч., 1935 (1859). Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за существование, ОГИЗ, М.—Л.—1951 (1868). Изменения домашних животных и культурных растений. IV. Домашние кролики, М.—Л.
Емельянов С. В., 1958. Гетерохронии в закладке и темпе развития органов позвоночных и их связь с условиями развития животных. Тезисы докл. VI Всес. съезда анат., гистол. и эмбриол.
Еникеева С. И., 1954. Особенности нервной регуляции деятельности сердца у животных и человека в различные возрастные периоды. Тр. I научн. конф. по возрастной морфол. и физиол. Акад. пед. наук РСФСР.— 1955. Дыхательная аритмия и изменение зубцов электрокардиограммы как показатель возникновения вагусной регуляции деятельности сердца в онтогенезе. Физиол. ж. СССР, т. XLI, № 2.— 1958. Роль скелетной мускулатуры в преобразовании естественного ритма дыхания в процессе онтогенеза. Сб. «Физиология и патология дыхания, гипоксия и оксигенотерапия», Изд. АМН СССР.
Еникеева С. И. и Оганисян А. А., 1951. К механизму изменения сердечного ритма у крыс в онтогенезе, Сб. «Вопросы экспериментальной биологии и медицины».
Еникеева С. И. и Штамлер С. М., 1954. Особенности нервной регуляции ритма сердечных сокращений у кроликов на разных этапах онтогенеза, Бюл. экспер. биол. и мед., № 7.
Калабухов Н. И., 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Ч. 1. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих, Харьков.— 1954. Эколого-физиологические особенности географических «форм существования вида» и близких видов животных, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы (отд. биол.), т. LIX, вып. 1.
Камшилов М. М., 1939. Естественный отбор как творческий фактор эволюции. Природа, № 11.
Коржуев П. А. и Гольдфарб Н. Л., 1954. Некоторые эколого-физиологические особенности крови зайцев (беляка и русака) и домашних кроликов. Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 6.
Кравицкая П. С., 1958. Особенности нервной регуляции двигательной функции желудка в ранние возрастные периоды, Реф. докл. Совещ. по вопр. физиол. и патол. нервной системы животных и человека ранних возрастных этапов развития.
Крыжановский С. Г., 1950. Теоретические основы эмбриологии, Усп. совр. биол., вып. 3 (6).
Мантейфель П. А., Распопов М. П., Исаков Ю. А. и Любимов М. П. 1953. Биология зайцев и белок и их болезни, М.-Л.
Матвеев Б. С., 1940. О смене функций и других типах преобразования формы и функции органов в онтогенезе (К вопросу об эколого-филогенетическом изучении онтогенеза), Ж. общ. биол., т. I, № 3.
Северцов А. Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции, М.—Л.
Сеченов И. М., 1935. Элементы мысли, Избр. тр., М.—Л.
Тимирязев К. А., 1949. Исторический метод в биологии, Избр. соч., т. III, М.
Ухтомский А. А., 1950. Доминанта как рабочий принцип нервных центров, Собр. соч., т. I.— 1950а. Доминанта как фактор поведения, Собр. соч., т. I.— 1951. Усвоение ритма в свете учения о парабиозе, Собр. соч., т. II.— 1951а. Лабильность как условие срочности и координирования нервных актов, Собр. соч., т. II.— 1954. XV Международный конгресс физиологов, Собр. соч., т. V.
Clark A. G., 1927. Comparative physiology of the heart, Cambridge.

PHYSIOLOGICAL MECHANISMS OF DIVERGENCE (BASED ON COMPARATIVE ONTOGENETIC ANALYSIS OF SOME PHYSIOLOGICAL FEATURES OF RABBITS AND HARES IN CONNECTION WITH THE PECULIARITIES OF THEIR ECOLOGY)

I. A. ARSHAVSKY

Laboratory of Age Physiology and Pathology, Institute of Normal and Pathological Physiology, Academy of Medical Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

There was undertaken an analysis of causes bringing about the difference in changes of the natural rhythm of respiration and heart in association with the difference in the peculiarities of muscular activity during ontogeny in rabbits and hares. It was stated that in hares natural heart rhythm becomes slower during the ontogeny as a result of the rise of a tonic stimulus in the centre of vagus innervation at a certain stage. This phenomenon is directly correlated with the increasing volume of the afferent proprioceptive impulsation arriving from skeletal musculature which performs in hares a huge work from the early stages of their postnatal ontogeny. The lack of a corresponding correlation between skeletal musculature and respiratory centre in rabbits makes one understand the fact that their heart activity is regulated during the whole ontogeny by influences arriving from the centre of sympatic innervation.

On the basis of the data obtained there is put forward a theory of the divergent nature of evolution which is backed by the regularities stated by the school of Vvedensky — Ukhtomsky.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

УЧЕНИЕ ЛАМАРКА О ГРАДАЦИИ В ЖИВОТНОМ МИРЕ
(К 150-ЛЕТИЮ СО ДНЯ ВЫХОДА В СВЕТ «ФИЛОСОФИИ ЗООЛОГИИ»)

И. М. ПОЛЯКОВ

Украинский научно-исследовательский институт растениеводства, селекции и генетики (Харьков)

Великий французский натуралист Жан Батист Ламарк развил учение о градации в животном мире, явившееся одной из предпосылок целостной эволюционной концепции, впервые в истории науки сформулированной и в известной мере обоснованной им в начале прошлого века. Господствующее мнение, будто заслуга Ламарка сводится к построению смелой, но умозрительной «натурфилософской» эволюционной теории, которая не содержит доказательств самого факта эволюции, представляется нам неверным или во всяком случае неточным.

Ламарк смог доказать логическую неизбежность вывода об историческом развитии органической природы. Поэтому в систему доказательств эволюции, которой, опираясь на труды Чарлза Дарвина, пользуется современная биология, вошли и доказательства, в свое время использованные Ламарком. Разработка представления о градации в животном мире явилась важнейшей предпосылкой ламарковской эволюционной теории. Можно, конечно, видеть градацию так, как ее видели многие натуралисты и философы до Ламарка и не понять того, что понял Ламарк. Решающее значение для правильной оценки градации имели материалистические воззрения Ламарка, его убежденность в естественном закономерном происхождении путем развития всех природных тел.

Представление о градации органических форм, о постепенном, последовательном повышении уровня их организации было чрезвычайно распространено в естествознании на протяжении многих столетий, особенно в XVII—XVIII вв., в связи с тем, что накопление и систематизация обширного ботанического и зоологического материала заставляли многих ученых задуматься над взаимными отношениями различных групп животного или растительного мира. В трудах авторов XVIII в. часто высказывается мысль о том, что наряду с отношениями, устанавливаемыми «классификаторами» на основании априорно выбранных единичных признаков, существуют какие-то другие, самой природой установленные «естественные отношения», «естественный порядок», «сродство» между видами, родами, семействами, порядками и классами растений или животных. Искусственной системе противопоставлялся «естественный метод», о котором удачно писал К. А. Тимирязев: «...естественная метода (самое выражение система, как указание на искусственность, первоначально избегалось) должна была раскрыть сложную сеть то более близкого, то более отдаленного сходства между существами,— их сродства, как принято было выражаться, не придавая, однако, этому слову никакого определенного смысла» (Тимирязев, 1939, стр. 70—71).

Этот метод не сводился к «естественной группировке» организмов, а предпринимались попытки наметить более широкие связи, установить какое-то общее «расположение», которое бы охватывало все природные тела, или хотя бы тела, относящиеся к какому-либо царству природы. И вот здесь наиболее популярным оказалось старое представление, идущее еще от Аристотеля, об иерархии всех природных тел, об их градации от простого к сложному, о так называемой «лестнице существ».

Это представление встречается и у убежденных креационистов и телеологов и, у натуралистов, приближавшихся к материалистическим воззрениям на природу, и у философов-идеалистов, и у представителей материалистической мысли XVIII в. Достаточно назвать имена Лейбница, Бонне, Валлиснери, Бюффона, Спалланцани, Ламеттри, Дидро, Робине, Радищева, чтобы представить сколь различные общетеоретические предпосылки брались за основу концепции «лестницы существ». Популярность этой концепции определялась эмпирическими предпосылками — познание природы ярко свидетельствовало о различном уровне организации живых существ. Ограниченность же естественнонаучной практики натуралистов той эпохи способствовала расположению всех тел природы, в том числе растений и животных, в единый линейный ряд.

Представление о градации, даже облеченное в метафизическую форму «лестницы существ» (ступени которой сосуществовали, но не развивались друг из друга) сыграло в деле подготовки эволюционной концепции положительную роль, в той мере, в какой этой представление отображало мысль о закономерном последовательном усложнении организмов, о связях и переходах между ними.

Ламарк был убежденным сторонником представления о градации еще в доэволюционный период своего творчества. Так, во «Флоре Франции» (1778) он задается вопросом о принципах, которые должны быть положены в основу естественного метода и указывает на то, что в природе существует цепь нечувствительных переходов от одних форм к другим. Чтобы выявить эту градацию систематических групп, необходимо знать «...какое растение обладает наибольшей полнотой жизни, является наиболее организованным? Какое растение мы должны будем естественно определить как наименее совершенное по своим органам и стоящее дальше других растений во всех отношениях?» (Lamarck, 1805, p. 46).

Между этими двумя формами как звенья единой цепи располагаются все остальные растения. Ламарк дает здесь же набросок этой градации растительных форм, начиная с самых простых (грибы) и кончая наиболее совершенными (цветковые растения). При этом он делает характерную оговорку, что порядок, соответствующий порядку самой природы, должен быть начат с форм наиболее совершенных. Этот прием (примененный позже Ламарком и в отношении зоологического материала), был вообще типичным для натуралистов его эпохи. За отправной пункт градации существ брались организмы, наилучше изученные, каковыми в то время были высшие организмы, а затем уже по степени близости к ним, по ступеням «нисходящей лестницы», располагались остальные организмы.

В «Сочинении о классах, которые должны быть установлены наиболее правильным образом, среди растений, и об аналогии, существующей между их числом и числом классов, установленных в царстве животных, при учете в обоих случаях постепенного совершенствования органов» (1785) ясно выражена мысль Ламарка о градации живых существ: «При построении общего ряда растений, ряда, возможно более близкого к естественному, на противоположных концах его неизбежно должны быть помещены существа, наиболее несходные между собой,— пишет Ламарк и несколько дальше продолжает,— нет ничего более интерес-

ного и более полезного, чем установление такого ряда на основе изучения естественных отношений, принимая во внимание градацию как в числе, так и в совершенстве наиболее важных органов тех существ, которые являются предметом рассмотрения» (Ламарк, 1955, стр. 784).

Ламарк приводит в этом сочинении не только градацию растений, но в общих чертах и градацию животных. Ламарк располагает в таблице классы животных и растений (и главные подразделения внутри классов) в виде двух параллельных рядов в порядке убывающей сложности, в порядке деградации и пишет: «Эта таблица дает, по нашему мнению, самое верное, какое только можно себе составить, представление относительно всей совокупности живых существ, обитающих на нашей планете. Она раскрывает природу их отношений, порядок градации с точки зрения совершенства их органов...» (Ламарк, 1955, стр. 795).

Касаясь вопроса о том, какие систематические категории следует включать в градационный ряд, Ламарк отказывается от своего первоначального представления о возможности расположения в ряд всех систематических категорий, и указывает, что в этот ряд могут быть расположены только более крупные систематические единицы животного и растительного мира.

Таким образом, к тому времени, когда Ламарк (в 1793 г.) был назначен профессором по кафедре зоологии насекомых, червей и микроскопических животных в Национальном Музее естественной истории, в его уме уже сложилась убежденность в существовании градации как в растительном, так и в животном мире.

С 1793 г. Ламарк начинает серию исследований по зоологии беспозвоночных, позволяющих считать его основоположником этой отрасли науки. Ламарк изучил и описал огромное количество беспозвоночных, что дало ему возможность выступить с новыми принципами их классификации. По мере того как возрастал изученный Ламарком материал, претерпевала изменения и разработанная им система беспозвоночных.

В 1794 г. Ламарк прочел в Национальном Музее естественной истории свой первый курс зоологии. В этом курсе он впервые обосновывает деление животных на «позвоночных» и «беспозвоночных» (термины, введенные Ламарком) и предлагает разделить беспозвоночных на пять классов — моллюски, насекомые, черви, иглокожие, полипы.

В 1797 г. Ламарк сохранил в основном такое же деление, но класс иглокожих превратился у него в класс лучистых. В 1799 г. Ламарк устанавливает новый класс — ракообразных, а еще через год выделяет и класс паукообразных. В 1800 г., когда Ламарк впервые выступил с эволюционной концепцией в курсе зоологии, он различал семь классов (моллюски, ракообразные, паукообразные, насекомые, черви, лучистые, полипы).

В 1809 г. в «Философии зоологии» система Ламарка представлена 10 классами беспозвоночных и четырьмя классами позвоночных животных, которые располагаются в следующем порядке: 1) инфузории, 2) полипы, 3) лучистые, 4) черви, 5) насекомые, 6) паукообразные, 7) ракообразные, 8) кольчецы, 9) усоногие, 10) моллюски, 11) рыбы, 12) рептилии, 13) птицы, 14) млекопитающие. Эта система сохраняется и в фундаментальном труде Ламарка «Естественная история беспозвоночных животных» (1815—1822). Здесь мы встречаем, однако, две особенности. Во-первых, Ламарк объединяет первые четыре класса в группу «животных, не обладающих способностью чувствовать», классы 5—10 — в группу «животных, обладающих способностью чувствовать» и классы 11—14 в группу «животных, обладающих умом». Во-вторых, Ламарк пытается здесь (как и в «Извлечении из курса зоологии» 1812 г.,) наметить еще классы: оболочники «раковинные» (близкие к моллюскам) и эпизои (к ним были отнесены некоторые ракообразные, сильно изменившиеся в результате паразитизма).

И, наконец, в последнем, синтетическом труде Ламарка — в его «Аналитической системе положительных знаний человека» (1820) он называет 16 классов (дополнительно фигурируют оболочники и конхиферы — раковинные). Таково в общих чертах развитие зоологической системы Ламарка.

Совершенствуя свою систему, Ламарк одновременно разрабатывает учение о градации животных, критически оценивая место каждого класса в общем ряде животных. Проблема «общего расположения» животных красной нитью проходит через все труды Ламарка. Специально в отношении животных этот вопрос разрабатывался Ламарком в его «Вступительных лекциях» к курсу зоологии. Так, в лекции 1800 г., которую характеризуют как «акт рождения трансформизма», Ламарк пишет о градации: «В самом деле, начав с рассмотрения простейшей организации, представленной у животных, и подымаясь постепенно до самой сложной ее формы, например, проделав путь от монады, представляющей собой, если можно так выразиться, лишь одаренную жизнью точку, до животных с млечными железами и среди них — до человека, мы можем ясно проследить постепенную градацию, проявляющуюся в возрастании сложности организации животных и в характере всех вытекающих из этого последствий. Эту градацию, перед которой нельзя не преклоняться, мы должны стремиться изучить, определить и до конца понять» (Ламарк, 1955, стр. 18).

Следуя традиции, Ламарк идет от сложного к простому, т. е. рассматривает ряд животных в нисходящем порядке, ясно понимая при этом, что деградация принимается как удобная условность, а что истинный путь природы выражается в возрастании сложности организации — в градации. В лекции 1802 г. Ламарк оговаривает причину, заставляющую его рассматривать животный ряд в нисходящем порядке: «...так как вообще разумнее идти от известного к неизвестному нежели начать с того, что мы плохо знаем, я буду следовать порядку, *обратному тому, каким шла природа* (Курсив мой.— *И. П.*) и прослежу организацию животных в ее непрерывно нарастающем упрощении...» (Ламарк, 1955, стр. 44).

Далее Ламарк приводит в этой лекции таблицу, носящую характерное заглавие: «Таблица животного царства, показывающая постепенную деградацию специальных органов, до полного их исчезновения». Непосредственно под заглавием Ламарк делает примечание: «Деградация нигде не носит правильного или соразмерного характера, но она явно существует в ряде, взятом в целом». Примечание это представляется существенным в том отношении, что оно как бы предостерегает против упрощенческой трактовки ряда. Ламарк указывает, что только на органах, «имеющих первостепенное значение», можно ясно проследить ход градации или деградации. Органы же менее важные «...больше чем другие подвержены влиянию внешних условий» и на них трудно проследить закономерности усложнения или упрощения. Характерен заголовок одного из разделов этой же лекции: «Ряд, образующий лестницу животных, обосновывается расположением больших групп, а не отдельных индивидуумов или видов» (Ламарк, 1955, стр. 56—60).

Еще подробнее рассматривается ряд в животном мире в лекции 1806 г. и, наконец, самому детальному обсуждению подвергается этот вопрос в первой части — «Философии зоологии», где в порядке «восходящего ряда» расположено более одной тысячи родов животных, принадлежащих к 14 классам.

Наконец, в «Естественной истории беспозвоночных животных» Ламарк отдает себе ясный отчет в том, что ряд (или ряды) усложнений носят далеко не прямолинейный характер; он переходит к схеме родословного древа, но тем не менее в виде «общей тенденции развития» продолжает фигурировать все та же градация и там, где это представ-

ляется возможным, Ламарк располагает систематические группы, исходя из «схемы градации».

Ламарк, таким образом, сделал грандиозную для его времени попытку, опираясь на данные систематики и, в известной мере,— сравнительной анатомии, применить «естественный метод» для обнаружения того пути, которому следовала природа, создавая животных. «Ибо природа,— пишет Ламарк,— создавшая животных, не могла произвести всех их сразу. Постепенно создавая их, она должна была начать с самых несовершенных из них и лишь в последнюю очередь могла произвести животных с наиболее сложной организацией» (1955, стр. 173). «После самопроизвольных зарождений, которыми был начат каждый самостоятельный ряд, все животные в дальнейшем произошли одни от других»,— пишет Ламарк в «Естественной истории беспозвоночных животных» (1959, стр. 275). Цитируя эти высказывания Ламарка, мы переходим уже к вопросу о трактовке градации.

Установление факта градации еще недостаточно для того, чтобы привести к эволюционным выводам. Существенно то, что представление о градации оказалось не изолированным элементом в философских и общебиологических воззрениях Ламарка, которые должны быть охарактеризованы как материалистические; Ламарк в основном разделял механистическую и созерцательную концепции французского материализма XVIII в. Мы пишем в основном, потому что следует не забывать о непоследовательности деистической формы ламарковского материализма. Он полагал, будто творцом изначально были сотворены материя и «природа» (под которой он подразумевал совокупность законов и движения); творец дал «первоначальный толчок», а далее все существующие тела, будь то вода или минерал, простейшая «монада» или растение, животное или человек суть предметы не сотворенные, а произведенные (эти понятия Ламарк строго разграничивает), возникшие естественным путем в результате развития по постоянным законам природы. «Так как природа является тем могущественным началом, которое производит, возобновляет, изменяет, перемещает, наконец, слагает и разлагает различные тела, составляющие часть вселенной, то понятно, что всякое изменение, всякое образование, всякое перемещение совершается только в соответствии с ее законами,— пишет Ламарк и продолжает,— природа могла создать все существующие тела лишь постепенно и поэтому вынуждена была следовать постоянному порядку, позволившему ей образовать различные произведения» (1959, стр. 383 и 407).

Развитие природы трактуется Ламарком как движение от простого к сложному: более сложные тела могут возникнуть только из более простых. В природе господствуют причинная необходимость, объективные закономерности и важнейшая задача натуралиста познать эти закономерности: «...приблизиться к познанию происхождения, взаимоотношений, способа существования всех созданий природы» (1955, стр. 39).

Из этой философской концепции вытекали и взгляды Ламарка на сущность жизни, происхождение и развитие живых тел, позволившие ему истолковать градацию живых существ в эволюционном духе, увидеть в ней отображение подлинного пути прогрессивного развития органического мира.

Мы считаем возможным утверждать, что заслуга Ламарка не сводится к «предвосхищению» эволюционной идеи, но заключается и в наличии в его трудах определенных *доказательств эволюции.*

Если говорить о ламарковском представлении о градации животных, то «доказательность» этого представления связана, как нам кажется, с двумя моментами.

Во-первых, общему «расположению» в виде градационного ряда подвергся не набор искусственно подобранных (по внешним признакам) форм, а формы животных, предварительно сгруппированные по принци-

пам естественной системы. Разумеется, сама естественная система претерпела значительную эволюцию со времен Ламарка и далеко не все в естественной системе и градации Ламарка представляется нам сегодня «естественным». Это можно иллюстрировать тем, как Ламарк трактовал переходы между крупными систематическими категориями. У него много наивного: так, например, усоногие трактуются как переход от ракообразных к моллюскам; сипункулиды — как переход от червей к иглокожим, киленогие моллюски связывают беспозвоночных и рыб, змеи и угри связывают рыб с рептилиями, черепахи связывают рептилий с птицами, а однопроходные и китообразные связывают птиц с млекопитающими. Но при всех исторически неизбежных дефектах ламарковских построений его естественная система и «Общее расположение животных» в форме градации, охватывающие огромный для его времени фактический материал, отображают в общем и целом основные этапы исторического усложнения животного мира. Ступенчатое и прогрессирующее многообразие организмов и в наши дни считается одним из убедительнейших доказательств эволюции; поэтому и ламарковская градация животных должна трактоваться не только как «эволюционная интерпретация» ряда, но и как одно из доказательств эволюции (в теории Ламарка оно не было единственным).

Во-вторых, Ламарк разрабатывает научные критерии, на основе которых должна строиться естественная система и эволюционная градация животных форм — ламарковское учение об «отношениях» до сих пор не получившее должной оценки со стороны историков биологии. Это учение подробнее всего было изложено Ламарком в 7-й главе «Введения» в «Естественную историю беспозвоночных животных». Ламарк определяет следующим образом понятие «отношения» (rapports): «Отношениями были названы обнаруживаемые путем сравнения или сопоставления черты сходства или аналогии, которыми природа наделила различные свои создания и различные части их тела» (1959, стр. 262). Ламарк различает пять групп отношений: 1) отношения между видами, 2) отношения между большими группами организмов, 3) отношения ранга или положения, 4) отношения между отдельными частями тела, не подвергшимися изменениям (мы бы сказали — между важнейшими системами органов, меньше подвергшимися адаптивным видоизменениям), 5) отношения между отдельными частями, измененными действием особой причины.

Ламарк понимал различия между гомологией и аналогией органов, между основными структурами и их многочисленными адаптивными модификациями, весьма удачно анализировал критерии совершенства, понимая, что при определении отношений нельзя исходить из «рассмотрения какой-нибудь одной произвольно выбранной внутренней части, взятой в отдельности», а это может быть сделано «...только путем рассмотрения всей внутренней организации в целом» (1959, стр. 264). Ламарк ставит здесь вопросы о критериях значимости того или иного признака, подчеркивая, что определение значимости отношений «...делается для того, чтобы устранить по возможности произвол» в построении системы животного мира и градации животных форм. По существу пять родов отношений и основанные на них, и также сформулированные Ламарком, рабочие принципы для зоолога, являются попыткой *научно обосновать* исходные критерии для естественной систематики и эволюционного ряда (градации) животных форм. Он пишет, что натуралисты, даже устанавливая порядок, основанный на учете отношений, не понимают, что порядок этот является результатом развития: «...натуралисты не усматривали в этом распределении ничего, кроме порядка, основанного на отношениях, а между тем оно, помимо того, раскрывало с наибольшей очевидностью порядок образования этих существ» (1959, стр. 289).

Все это подчеркивает правильность нашей трактовки ламарковских представлений о градации, приведших его к *логически неизбежному* вы-

воду об эволюции, т. е. доказавших в известной степени сам факт исторического развития животного мира. Остановимся в этой связи еще на одном вопросе. Деление эволюционной теории на учение о «доказательствах», о «факторах» и о «филогении» имеет относительное, а не абсолютное значение. Прав был К. А. Тимирязев, когда он указывал, что без ответа на вопрос «каким способом?» и доказательства эволюции не могут быть завершенными. Поэтому полное и всестороннее обоснование эволюционной теории мы находим у Дарвина, объяснившего эволюционный процесс принципом естественного отбора, без которого не может быть до конца понято многообразие органического мира и явление органической целесообразности. Ламарк не дошел до концепции естественного отбора и его теория не могла дать ответа на те вопросы, которые были разрешены теорией Дарвина. Но Ламарку принадлежит развитие представления об унаследовании приобретаемых признаков не на чисто эмпирической основе (в такой плоскости об этом писали многие и до него), а как представления, поднятого до ранга общего закона эволюции органического мира. Ламарку удалось вскрыть одну из важнейших сторон взаимодействия организмов и среды, и он правильно усматривал в этом взаимодействии мощнейший импульс к развитию органической природы. Ламарку принадлежат также блестящие по фактическому обоснованию доказательства изменчивости видов в различных условиях существования. Поэтому, хотя и Ламарк не мог полностью объяснить причин эволюции, но в его учении «доказательства» и ответ на вопрос «каким способом» также находятся в тесной связи.

Все изложенное делает понятным, почему Ламарк, защищая идею эволюционной градации органических форм, неминуемо должен был столкнуться со сторонниками других представлений по вопросу о характере общих связей между организмами, об «общем расположении», общей «схеме» органического мира. В борьбе за идею градации ему пришлось столкнуться главным образом с тремя противниками: во-первых, со сторонниками представления о многосторонних «сетеобразных» связях систематических категорий (Линней, Герман и др.), во-вторых, с Кювье и его последователями и, в-третьих, со школой Жоффруа Сент-Илера.

Все критические выступления Ламарка имеют принципиальное значение, ибо смысл их заключается в борьбе Ламарка за идею исторического развития органического мира.

Мы уже отмечали выше, что представления Ламарка о форме, в которой проявляется градация, претерпели существенные изменения на разных этапах его научной деятельности. Если первоначально у него преобладала мысль о прямолинейной градации, то очень скоро Ламарк начинает понимать, что: «... этот простой ряд в действительности не во всем соответствует тому порядку, которому следовала природа, создавая различных животных, ибо этот порядок далеко не прост: он может быть представлен рядом разветвленным и, по-видимому, даже состоит из нескольких отдельных рядов» (1959, стр. 238). Ламарк неохотно отказывается от мысли о «прямолинейности» ряда. В разных модификациях эта мысль фигурирует и в позднейших его сочинениях, но здесь он обычно стремится установить ряды усложнения в пределах отдельных разветвлений животного мира, прослеживает иерархию внутри отдельных классов или говорит об этом как об общей тенденции природы, об общем «порядке образования» животных, о порядке «возрастания сложности организации животных, начиная от монады и до орангутана» (1959, стр. 128). Что касается самой общей «схемы расположения» животных, схемы, охватывающей весь животный мир, то таковая выступает уже в форме родословного древа или точнее — родословных древ.

Эта схема появляется до некоторой степени неожиданно в «Дополнении» к 7-й и 8-й главам первой части «Философии зоологии» в «Таблице, показывающей происхождение различных животных». Затем эта

схема в измененном виде фигурирует в «Дополнении к общему распределению животных» (во «Введении» в «Естественную историю беспозвоночных животных»). Тут имеются два параллельных родословных древа: одно для нечленистых животных, второе — для членистых животных. Первый ряд начинается инфузориями, второй — червями. Наконец, в последнем сочинении Ламарка — его «Аналитической системе» родословное древо (здесь оно описано, но графически не изображено) приобретает снова иной вид. У основания древа располагаются инфузории. От них происходят полипы, которые затем дивергентно дают начало трем ветвям, «совершенно самостоятельным с самого их возникновения». Первая ветвь — лучистые, вторая — черви, от которых начинается ряд членистых животных, и третья — оболочники, от которых берет начало ряд нечленистых животных. Здесь мы встречаемся с первой и широкой попыткой выяснить филогению животного мира и, как бы ни сковывала Ламарка историческая ограниченность того материала, которым он располагал, нельзя не восхищаться его научной смелостью и прозорливостью.

В чем усматривал Ламарк причины градации? Широко известно, что Ламарк говорил о наличии *двух факторов развития.* Первый — это «стремление природы» к усложнению животных тел, второй — это видоизменяющее действие среды на организмы. О необходимости различать эти два фактора Ламарк пишет неоднократно. Характерно в этом отношении следующее рассуждение Ламарка в «Философии зоологии». Если бы все животные жили в какой-то неизменной, например, водной, среде, где не было бы колебаний внешних условий, то градация могла бы проявиться в «чистом виде» без всяких отклонений, вызываемых условиями существования. Но так как влияния «обстоятельств» (т. е. среды) бесконечно разнообразны, то они и вызывают многочисленные «отклонения» от прямолинейного хода градации.

Тот факт, что Ламарк различал действие двух факторов и неоднократно об этом писал, сомнению не подлежит. Однако центр тяжести интересующего нас вопроса лежит в другой плоскости — как Ламарк понимал природу этих двух факторов. Общераспространенное мнение трактует апелляцию Ламарка к «стремлению природы» как нечто идеалистическое, а ссылку на действие среды — как проявление материалистических тенденций. Изучение трудов Ламарка приводит к выводу, что подобная трактовка не соответствует истине: Ламарк сводил действие обоих факторов к одной и той же причине, к единой материальной основе как для градации живых существ, так и для их многочисленных видоизменений под влиянием «обстоятельств». Этой общей основой Ламарк считал действие флюидов [1], беспрерывно проникающих в организмы из внешней среды и являющихся «причиной-возбудителем» жизненных движений.

Об этом Ламарк писал со всей определенностью и включал даже во «Введение» в «Естественную историю беспозвоночных животных» действие флюидов как причины усложнения организации, в один из девяти пунктов, характеризующих жизнь как таковую и в формулировку своих четырех законов эволюции (1959, стр. 146—148). В статье «Способность» Ламарк пишет: «...существование жизни в теле проявляется в непрерывном стремлении видоизменять возбужденные движения, увеличивать число и разнообразие путей, по которым движутся флюиды. Все это должно было постепенно создать и усложнить организацию, начиная с той, которая представляет наибольшую простоту, и до наиболее сложной...» (1959, стр. 319). В «Философии зоологии» Ламарк говорит о том, что природа наделила «...действия организации способностью все более и более услож-

---

[1] В те времена гипотеза о флюидах (позже отвергнутая развитием науки) рассматривала флюиды как особые, вездесущие «тонкие материи» (свет, теплород, электричество, магнетизм), которым приписывалась также роль материальных начал, связующих между собой взаимодействующие тела.

нять эту же организацию путем увеличения энергии движения флюидов, а следовательно, и энергии органического движения» (1955, стр. 364—365). Описав подробно во «Введении» действие флюидов в живых телах, Ламарк заключает: «Кто не увидит, что именно в этом проявляется исторический ход развития явлений организации, наблюдаемых у рассматриваемых животных, кто не увидит его в этом возрастающем усложнении их общего ряда при переходе от более простого к более сложному!» (1959, стр. 148).

Для того времени апелляция к «флюидам» являлась выражением материалистических воззрений Ламарка, его глубокой убежденности в творческой формообразующей роли среды, материальным агентом которой и являлись флюиды.

Причины усложнения организмов, причины градации Ламарк в конечном итоге усматривал в формообразующем воздействии среды. Интересно и то, что по мере того как Ламарк переходил от представления о единой прямолинейной серии животных форм к представлению о разветвленных родословных древах, у него изменялась и оценка роли окружающей среды в эволюции организмов. Представление о единой серии было связано с резким разграничением воздействий среды на две группы. Одни воздействия путем ускорения движения флюидов обусловливали общее усложнение организации — градацию. Другие производили «отклонения» в ходе градации, «местный» адаптивный эффект. В статье «Способность» Ламарк делает даже попытку конкретно разграничить «сферы влияния» этих двух типов воздействия. Когда же Ламарк переходит от прямолинейной градации к схеме родословного древа (или лучше сказать, что он наряду с градацией приводит и родословные древа), то он вполне ясно и определенно связывает «разветвленность» древа с реальными условиями существования животных, т. е. среда выступает не только как фактор, нарушающий градацию, но и как творческий фактор, определяющий основные пути эволюционного развития животного мира. «Стремление природы к усложнению» и могущественное влияние «обстоятельств» переплетаются столь тесно, что по существу их трудно разграничить.

Таким представляется нам сегодня учение Ламарка о градации в животном мире, явившееся одной из основ его эволюционной теории.

Взгляды Ламарка на протяжении 150 лет подвергались многочисленным искажениям. Неправильные трафаретные характеристики, переходя от одного автора к другому, все более искажали научный облик великого мыслителя-материалиста и замечательного исследователя природы. Поэтому стоит заключить статью словами самого Ламарка: «В самом деле, известно, что чтение или изучение любого сочинения, в особенности научного, плодотворно лишь при условии понимания его в духе самого автора; разумеется, мы должны оставить за собой свободу суждения о том, в какой мере последний приблизился к поставленной цели; ибо, если подходить к изучению того или иного сочинения, проникшись духом отрицания или предубеждения, то самые обоснованные положения и даже самые очевидные истины покажутся лишь ошибками» (1959, стр. 20—21).

ЛИТЕРАТУРА

Тимирязев К. А., 1939. Сочинения, т. VIII, М.

Ламарк Ж. Б., 1955. Избранные произведения, т. I, М.— 1959. Избранные произведения, т. II, М.

Lamarck J. B., 1805. Flore française, troisieme édition, Paris.

LAMARCK'S TEACHING ON THE GRADATION IN THE ANIMAL KINGDOM (IN COMMEMORATION OF 150th ANNIVERSARY OF THE «PHILOSOPHIE ZOOLOGIQUE»)

I. M. POLYAKOV

Ukrainian Research Institute of Plant Breeding, Selection and Genetics (Kharkov)

Summary

In the works of Lamarck, in particular in his «Philosophie Zoologique» and «Histoire naturelle des animaux sans vertèbres», the teaching on the gradation in the animal kingdom is given in detail. This teaching was elaborated on a vast zoological material and improved with the elaboration of the zoological system of Lamarck during the period 1785—1820. From the idea on a more or less rectilinear gradation Lamarck passed to the expression of the relations between large systematical categories of the animal kingdom in the form of 2 or 3 genealogical trees. On the basis of his philosophical materialistic interpretation of nature Lamarck has drawn the conclusion on the historical development of the animal (as well as vegetable) kingdom.

To some extent, at the scientific level of his time Lamarck was able to prove the very fact of the evolution. His evolutionary conception led him to the severe criticism of metaphysical conceptions of Linnaeus, J. Hermann, Cuvier, and of the transformistic position of St. Geoffroy Saint-Hilaire.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ В ОТРЯДЕ MYXOSPORIDIA

С. С. ШУЛЬМАН

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Вопросами эволюции в пределах отряда Myxosporidia почти никто не занимался, несмотря на то, что этот отряд является самым многочисленным в классе Cnidosporidia и содержит более 700 видов. Единственная попытка такого рода была сделана в работе Готшалка (C. Gottschalk, 1957). Однако в этой статье вопросы эволюции миксоспоридий были затронуты лишь попутно и при этом без серьезного учета морфологии и экологии животных.

Такое положение в отряде миксоспоридий связано с тем, что его систематика еще недостаточно разработана и, что самое главное, не согласована ни с общим планом строения, ни с биологией этих животных. В связи с этим, прежде чем решать вопрос об эволюции миксоспоридий, необходимо было постараться создать естественную систему этого отряда.

Малые размеры этих животных и небольшое число признаков, по которым можно различать отдельные виды, привели к тому, что и в настоящее время нет достаточной ясности в систематике этого отряда, даже в разделении на такие крупные таксономические единицы, как подотряды или надсемейства.

Если деление на роды, еще со времен Телоана (P. Thélohan, 1892) целиком опирающееся на форму и строение спор, особых изменений не претерпевало, то при делении на более крупные таксономические единицы сразу же возникли большие затруднения. Ряд авторов по-разному подходил к решению этого вопроса. Дофлейн (F. Doflein, 1899, 1916 и др.), Ауэрбах (M. Auerbach, 1910), Паризи (B. Parisi, 1912), Похе (F. Poche, 1913) и другие делили миксоспоридий на подотряды, надсемейства или легионы по количеству панспоробластов или спор, образующихся в вегетативных стадиях, или просто на Disporea и Polysporea, или более усложненно — на Monosporea, Disporea, Mictosporea, Polysporea, или в каких-либо иных комбинациях.

Недостаток этой системы заключался в том, что она совершенно не учитывала ни формы, ни строения спор. Близкие по форме спор виды из родов Chloromyxum, Sphaerospora, Myxidium и других, могли попасть в разные группы. Количество же спор, образующихся в вегетативных стадиях, может быть различным даже в пределах одного вида.

Дэвис (H. S. Davis, 1917) делил миксоспоридий по типу вегетативных стадий. Как известно, у миксоспоридий встречаются два основных типа этих стадий. Если последние живут в полостях желчного или мочевого пузырей, мочеточников или мочевых канальцев, то они имеют характер многоядерного плазмодия, передвигающегося с помощью псевдоподий. Таких миксоспоридий Дэвис предлагал объединить в группу Myxosporea.

Если вегетативные стадии паразитируют в самых разнообразных тканях хозяина, они имеют форму или цист, окруженных соединительной тканью хозяина, или так называемого диффузного инфильтрата[1], заполняющего промежутки между элементами тканей. Этим миксоспоридиям Дэвис давал название Cystosporea.

[1] Диффузный инфильтрат в данном случае — не патолого-анатомический, а чисто зоологический термин, используемый для обозначения одного из состояний вегетативных стадий.

Хотя в системе Дэвиса и учитывались экология и морфология вегетативных стадий, все же она, несмотря на свою кажущуюся стройность, оказалась неприемлемой ввиду того, что при делении на подотряды не принимались во внимание ни форма, ни строение спор. Представители одного и того же рода, например, Myxidium, Chloromyxum, Sphaerospora и других, могут паразитировать одни — в тканях, другие — в полостях желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев. Если же логически довести до конца идею Дэвиса, то они должны находиться в разных подотрядах. Например, Myxidium lieberkühni, живущий в мочевом пузыре, должен быть помещен в подотряд Myxosporea, а M. giardi, паразитирующий в тканях жабер и почек,— в подотряд Cystosporea.

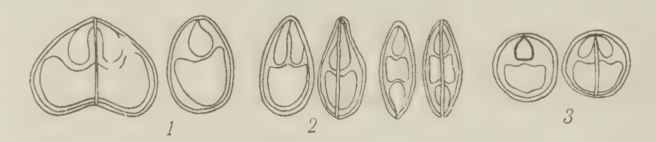


Рис. 1. Система миксоспоридий по Куда (1919)

1 — подотряд Eurysporea, *2* — подотряд Platysporea, *3* — подотряд Sphaerosporea

Основным пороком двух разобранных выше систем является то обстоятельство, что систематика высших таксономических единиц — подотрядов совершенно не совпадает с систематикой сравнительно хорошо различаемых родов: первая опирается на свойства вегетативных стадий, вторая — на форму и строение спор.

Пытаясь преодолеть недостатки этих систем Кудо (R. Kudo, 1919, 1933) предложил разделение на подотряды по форме спор (рис. 1): Platysporea — споры более широкие в плоскости шва; Eurysporea — споры более широкие в плоскости, перпендикулярной плоскости шва; Sphaerosporea — споры одинаково широкие в обеих плоскостях.

Эта система значительно облегчала систематику миксоспоридий. Однако и она не лишена недостатков: 1) трудность разграничения представителей разных подотрядов (Sphaerospora и Leptotheca); 2) объединение в один подотряд столь разнокачественных спор, как Myxididae, полярные капсулы которых расположены на разных полюсах споры, и Myxosomatidae и Myxobolidae, с полярными капсулами, расположенными на одном полюсе споры; 3) отсутствие закономерной связи между формой спор в подотрядах и вегетативными стадиями, благодаря чему, например, такой род, как Myxobilatus, являющийся типичным полостным, попадает в семейство Myxobolidae, целиком состоящее из тканевых паразитов. Все эти недостатки являются следствием основного порока системы: учитывается только форма, а не архитектоника спор.

Трипати (Y. R. Tripathi, 1948), желая избежать одного из наиболее резко бросающихся в глаза недостатков, предложил разделять миксоспоридий по расположению полярных капсул в спорах на Unipolaria, если полярные капсулы расположены на одном полюсе споры, и Bipolaria — если полярные капсулы располагаются на разных полюсах споры. В этой системе, как мы видим, исправлен один из существеннейших недостатков системы Кудо. В связи с этим система Трипати принята сейчас почти всеми протистологами.

Однако и в ней имеется ряд существенных дефектов. Во-первых, здесь не учитывается взаиморасположение створок и полярных капсул. Во-вторых, опять-таки в пределах подотряда отсутствует закономерная связь между формой спор и вегетативными стадиями.

Поскольку даже последним двум авторам, много сделавшим для упорядочения систематики миксоспоридий, не удалось преодолеть разрыв

между формой спор и характером вегетативных стадий, их системы также нельзя считать естественными. В связи с этим трудно было говорить и об эволюции в пределах отряда миксоспоридий.

Мы согласны с двумя предыдущими авторами в том, что в систематике Myxosporidia следует в основном базироваться на спорах, обладающих весьма характерной и постоянной формой. Однако главное внимание должно быть обращено не на форму этих спор, а на их архитектонику, т. е. на план строения, в первую очередь на взаиморасположение полярных капсул и створок.

Исходя из этих соображений и желая включить в систему все положительные элементы предыдущих систем, мы предложили (Шульман, 1959) разделить Myxosporidia на три основных группы (рис. 2).

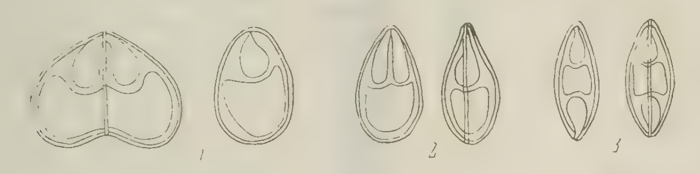


Рис. 2. Система миксоспоридии по С. С. Шульману (1959)

1 — Eurysporea, *2* — Platysporea, *3* — Bipolaria

1. Bipolaria — полярные капсулы лежат одновременно и в плоскости шва между створками и в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Споры радиально симметричны. В эту группу входят все представители семейства Myxididae, род Sinuolinea, род Coccomyxa и некоторые представители рода Sphaerospora (S. divergens, S. orientalis и другие, которых мы теперь относим к роду Zschokkella).

2. Eurysporea — полярные капсулы лежат в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Споры билатерально симметричны. Сюда входят все представители прежнего подотряда Eurysporea, большинство представителей прежнего подотряда Sphaerosporea, который нами совсем упраздняется, и род Myxobilatus, который выделен Дэвисом (H. S. Davis, 1944) из рода Henneguya, а предыдущими авторами относился к отряду Platysporea.

3. Platysporea — полярные капсулы лежат в плоскости шва. Споры билатерально симметричны. Сюда относятся все представители семейств Myxosomatidae и Myxobolidae (без рода Myxobilatus) из прежнего подотряда Platysporea.

Наряду с различиями в архитектонике спор между этими группами намечается и различие в экологии вегетативных стадий. Platysporea — тканевые паразиты — являются многоспоровыми формами; Bipolaria и Eurysporea — преимущественно полостные паразиты, живущие в полости желчного и мочевого пузырей, и в большинстве своем малоспоровые формы.

Полостной паразитизм у миксоспоридий является более примитивным. Об этом свидетельствует слабое развитие вегетативных стадий у полостных форм, наличие среди них видов с наиболее примитивно устроенными спорами и малая продукция спор. Кроме того, среда в желчном и мочевом пузырях заметно менее питательна и в этом отношении менее перспективна для миксоспоридий.

В. А. Догель (1951) также придерживается того мнения, что полостной паразитизм у миксоспоридий является более примитивным. Нобль (E. R. Noble, 1944) считает малую продуктивность спор (особенно одно- и двуспоровых) более примитивным признаком.

Тканевый паразитизм более прогрессивен. Переход к тканевому паразитизму приводит к образованию гигантских вегетативных стадий —

цист с колоссальным числом спор. Как же осуществляется у миксоспоридий этот переход от полостного паразитизма к тканевому? Для этого необходимо разрешение двух основных задач: во-первых, проникновение в соответствующую ткань; во-вторых, приспособление к существованию в этой ткани.

Известно, что общий путь проникновения миксоспоридий в организм рыбы следующий. Под воздействием пищеварительных соков полярные капсулы спор, заглоченных рыбой, выстреливают, а створки раскрываются. Вышедший из споры амебоидный зародыш проникает через эпителий кишечника в кровяное русло или лимфатическую систему, а уже затем с током крови или лимфы — в соответствующий орган, где и происходит развитие вегетативных стадий. Такой способ заражения дает возможность миксоспоридиям сравнительно легко проникать в любой орган, что делает первую проблему — попадания в ткань — легко разрешимой.

Поэтому основной проблемой, возникающей при переходе миксоспоридий к тканевому паразитизму является приспособление к жизни в тканях. Это приспособление было длительным и совершалось, как мы сейчас увидим, путем постепенного приспособления от исходного паразитизма в желчном пузыре к паразитированию в мочевом пузыре, затем — в мочеточниках, в мочевых канальцах, далее — в мальпигиевых клубочках, в ткани почек и только после этого — в тканях различных других органов. Тенденция к такому переходу имеется почти в каждом роде.

Sphaeromyxa, Sinuolinea, Zschokkella, Coccomyxa, Myxidium

полостные; желчный пузырь; А-мочевой пузырь; Б-мочеточник; В-мочевые канальцы; тканевые; ткань почек; жабра; яичник; мышцы; кожа; соединительная ткань; ушная капсула

Рис. 3. Места локализации представителей Bipolaria

Цифры на схеме — количество видов, паразитирующих в том или ином органе

Все представители родов Sphaeromyxa и Coccomyxa (рис. 3)[2] — паразиты желчного пузыря. Явное преобладание видов, паразитирующих в желчном пузыре, имеет место у родов Myxidium, Leptotheca, Ceratomyxa, Zschokkella и Chloromyxum, т. е. у наиболее массовых и богатых видами родов из групп Bipolaria и Eurysporea (рис. 3 и 4). Лишь для некоторых более специализированных и менее богатых видами родов из групп Eurysporea и Bipolaria характерно преобладание паразитов мочевого пузыря (Sphaerospora, Myxoproteus, Sinuolinea, Davisia, Mitraspora, Myxobilatus и др.).

[2] В схемах 3, 4, 5, учитываются только те виды, о которых мы располагаем данными относительно места их локализации. Те немногие виды, о которых такого рода данных у нас нет, в схемы не помещены.

В. А. Догель (1951) обратил внимание на то, что «...протофауна полости желчного пузыря, несмотря на генетическую и топографическую связь его с пищеварительным каналом, ближе всего напоминает таковую мочевого пузыря». По его мнению, «...причины этому следует искать в сходстве гистологического строения и содержимого (в обоих случаях чистая от механических примесей жидкая среда) обоих указанных органов». По-видимому, это же обстоятельство способствует сравнительно легкому переходу миксоспоридий от паразитирования в желчном пузыре к паразитированию в мочевом пузыре.

У родов Myxobilatus и Sinuolinea при явном преобладании видов, паразитирующих в мочевом пузыре, один вид встречается в мочеточниках. У Zschokkella — один вид в мочевых канальцах, у Leptotheca — три вида. У Mitrospora три вида паразитируют в мочевых канальцах, один вид — в почках. В почках паразитирует также один вид Caudomyxum. Еще дальше пошло приспособление к тканевому паразитизму у представителей других родов. У Ceratomyxa один вид найден в мочевых канальцах и один — в тканях мочевых канальцев, почек, печени, стенки кишечника и других внутренних органов. У Sphaerospora — четыре вида в мочеточниках, четыре — в мочевых канальцах, один — в мальпигиевых клубочках, три — в ткани почек, один — на жабрах и по одному виду — в разных других органах (ушная капсула, глаз, кожа, яичник). У Chloromyxum два вида — в мочеточниках, один — в мочевых канальцах, один — в мальпигиевых клубочках, один — в ткани почек, один — на жабрах и один вид — в мышцах. Наконец, у Myxidium два вида паразитируют в мочеточниках, пять — в мочевых канальцах, восемь — в ткани почек (причем один из них — M. giardi одновременно паразитирует и на жабрах) и по одному виду — на жабрах, в яичниках, соединительной ткани и коже.

Интерес представляет то обстоятельство, что Wardia lucii, паразитируя в основном в мальпигиевых клубочках, уже может существовать и в ткани почек и одновременно не утратил способности паразитировать в мочевых канальцах (Kudo, 1921). Другой представитель этого рода паразитирует в тканях яичника.

Рис. 4. Места локализации представителей Eurysporea

Обозначения те же, что на рис. 3

Таким образом, мы как бы застаем различные роды групп Bipolaria и Eurysporea на той или иной ступени приспособления и перехода к тканевому паразитизму. Особенно четко проявляется тенденция к этому переходу, если мы рассмотрим суммарные данные по этим двум группам (см. таблицу).

Итак, из 328 видов — представителей двух вышеназванных групп 230 видов паразитируют в желчном пузыре. Если при этом учесть, что формы с наиболее примитивно устроенными спорами встречаются только в желчном пузыре, то станет ясным, что именно этот орган, а не мочевой пузырь, где встречается всего 48 видов, является исходным местом обитания для миксоспоридий.

Далее, из 328 видов 301 вид, т. е. подавляющее большинство,— полостные паразиты и только 27 видов сумели приспособиться к существованию в тканях. Из них 16 видов паразитируют в почках, три — в жабрах и остальные восемь — в различных других органах.

Что же касается группы Platysporea, то, как видно из рис. 5, почти все его представители (378 видов из 380) паразитируют в самых разнообразных тканях. До последнего времени был известен только один вид

Локализация видов Bipolaria и Eurysporea в различных органах

Характер локализации	Место локализации	Колич. видов
Полостные	Желчный пузырь	230
	Мочевой пузырь	48
	Мочеточники и мочевые канальцы	23
Тканевые	Мальпигиевы клубочки	3
	Ткань почек	13
	Жабры	3 (+1)*
	Мышцы	2 (+1)
	Яичники	1 (+1)
	Кожа	1
	Подкожная соединительная ткань	1
	Ушная капсула	1
	Чешуя	1
	Различные внутренние органы	1
	Всего . . .	328

* Виды, паразитирующие в данном органе лишь дополнительно, отмечаются в скобках и при подведении итогов учитываются только по месту своей основной локализации.

(Hoferellus cyprini), живущий в мочевых канальцах, т. е. являющийся полостным паразитом, находящимся на последней ступени перехода от полостного паразитизма к тканевому. В настоящее время М. Н. Голиковой (личное сообщение) обнаружен еще один представитель рода Hoferellus (H. schulmani), паразитирующий в желчном пузыре.

Этот обзор ясно показывает ход постепенного приспособления миксоспоридий к паразитированию в тканях: по мере внедрения миксоспоридий в мочеточники и мочевые канальцы, их связь с тканями хозяина становится более тесной, пока, наконец, в мальпигиевых клубочках не осуществляется переход к настоящему тканевому паразитизму. В дальнейшем происходит приспособление к паразитированию непосредственно в ткани почек, которые тем удобны для освоения, что имеют у рыб наименее плотную консистенцию и хорошо снабжаются кровью. Затем наиболее легок переход к паразитированию в жабрах и уже после этого — в тканях других органов. Может показаться парадоксальной тенденция к более легкому переходу от паразитирования в почках к паразитированию в жабрах. Однако, если мы проанализируем состав всей фауны паразитов жабр, с одной стороны, и органов выделения, с другой, то обнаружим при этом вполне определенные элементы сходства и взаимосвязи. Например, Myxidium giardi встречается только в почках и на жабрах. Моногенетический сосальщик Polystomum integerrimum паразитирует на жабрах головастика и в мочевом пузыре лягушки. Близкий к роду Dactylogyrus моногенетический сосальщик Acolpenteron при переходе к эндопаразитизму избрал местом паразитирования мочеточники. Инфузории из рода Trichodina при переходе к эндопаразитизму поселились в

мочевом пузыре (T. urinaria и T. alburni) и в мочевых канальцах (T. renicola) и т. п.

По всей вероятности, эти явления связаны с тем обстоятельством, что жабры являются не только органами дыхания, но и в значительной мере органами выделения. По данным Смита (H. Smith, 1929), аммиак, мочевина и аминодериваты у костистых рыб в основном выделяются не через почки, а через жабры. Такое сходство функций почек и жабр, по-видимому, и является причиной, облегчающей переход ряда паразитов с одного из этих органов на другой. Теоретически можно себе представить и другой, более короткий путь постепенного приспособления миксоспоридий к тканевому паразитизму: через желчные протоки в печень и дальше — в другие ткани. Однако следов такого перехода обнаружить не удается. Некоторые полостные миксоспоридии иногда могут существовать и в желчных протоках. В тканях же печени паразитируют в основном только высокоспециализированные к тканевому паразитизму представители группы Platysporea. Возможно, что причиной этого является большая плотность ткани печени и барьерная роль этого органа. Действительно, при случайном попадании Myxidium oviformis вместо желчного пузыря через желчные протоки в печень лосося организм рыбы чрезвычайно бурно реагировал на эту извращенную локализацию (Шульман и Шульман-Альбова, 1953). В местах внедрения паразита возникали крупные воспалительные очаги и гнойники, в то время как пребывание этого паразита в желчном пузыре даже в значительных количествах никаких заметных отклонений от нормы в организме хозяина не вызывает.

Myxosoma 53
Agarella 1
Myxobolus 175
Thelohanellus 21
Henneguya 70
Neohenneguya 1
Hoferellus 1

Рис. 5. Места локализации представителей **Platysporea**

Обозначения те же, что на рис. 3

В пользу того, что постепенное приспособление к тканевому паразитизму у миксоспоридий происходило именно через почки, говорит еще одно обстоятельство: тканевой паразитизм миксоспоридий имеет место почти исключительно у пресноводных рыб и почти не встречается у морских. Причина этого лежит в принципиально различной осморегуляции у морских и пресноводных рыб.

Как известно, пресноводные рыбы являются гипертониками по отношению к пресной воде. Поэтому вода через кожные покровы беспрерывно поступает в организм рыбы. В связи с этим у пресноводных рыб преобладает фильтрационная деятельность почек и выделяется обильное количество гипотонической мочи.

Хотя у морских рыб осмотическое давление по сравнению с пресноводными несколько выше, однако, по отношению к окружающей морской воде эти рыбы являются гипотониками. Вода через кожные покровы беспрерывно уходит из организма морских рыб, в связи с чем перед ним возникает задача — уменьшение и возмещение этой потери. Для возмещения ее морские рыбы усиленно пьют воду.

Те немногие тканевые паразиты, которые встречаются у морских рыб, являются или эвригалинными пресноводными видами, или имеют явно пресноводное происхождение, так как относятся к пресноводным родам, достигшим высокой степени приспособления к тканевому паразитизму. Таким образом, переход от полостного паразитизма к тканевому, как правило, имел место в пресной воде. Исключение составляет только небольшая группа миксоспоридий, речь о которых будет идти ниже.

При переходе к паразитированию в тканях возникают две основные задачи: 1) необходимость размещения в вегетативных стадиях (цистах) возможно большего количества спор, что связано с колоссальной продукцией последних; 2) возможно большая прочность спор, необходимая для противодействия давлению тканей хозяина. Это связано с тем, что вегетативные стадии в тканях хозяина обычно окружаются соединительнотканной капсулой, давление которой испытывает на себе растущий паразит. Даже в тех случаях, когда соединительнотканные капсулы не образуются, как, например, при паразитировании Myxobolus в мышцах бычка подкаменщика, вокруг вегетативных стадий образуются особые кольцевые фибриллы (Заварзин, 1938), противодействующие дальнейшему росту паразита.

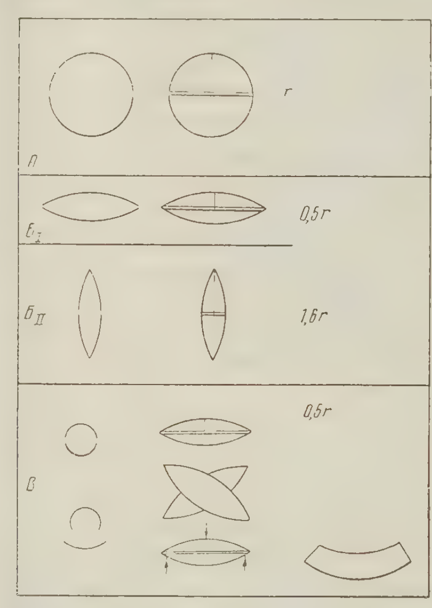


Рис. 6. Устойчивость спор к раскрыванию в зависимости от их формы

А — шар, *Б* — линза первого типа, *Б* — линза второго типа, *В* — сигара

Только в тех случаях, когда строение споры отвечает двум вышеназванным условиям, возможен тканевый паразитизм. Посмотрим же, как соответствуют этим требованиям споры миксоспоридий. Если спора будет иметь шаровидную форму, то плечо рычага при раскрывании створок будет равняться радиусу шара — r (рис. 6, *А*). Если спору сплющить в направлении, перпендикулярном плоскости шва, примерно в два раза, при сохранении того же объема, то плечо рычага у образовавшейся линзы (линзы первого типа) будет равняться 0,5 r (рис. 6, $Б_I$). Наконец, если шар превратить в такую же линзу, сплющивая его в направлении плоскости шва, то длина рычага у такого рода линзы второго типа будет равна 1,6 r (рис. 6, $Б_{II}$). Так как усилие, которое надо приложить для раскрывания споры, обратно пропорционально длине рычага, то становится ясным, что наиболее устойчивой в отношении раскрывания будет линза первого типа, что в общем соответствует форме спор Platysporea, а наименее устойчивой — линза второго типа, что примерно соответствует форме спор у большинства Eurysporea. Форма шара занимает промежуточное по прочности положение. Почти столь же устойчивой к раскрыванию, как и линза первого типа, является форма сигары, которая имеет место у спор Myxidium. Однако, как видно, из рис. 6, *В*, при малейшем перекресте лежащих рядом спор, каждая из них будет испытывать усилие на изгиб. При этом у нее, как и у всех стержней, подвергающихся изгибу, края одной створки будут сжиматься, а другой створки — растягиваться, что опять-таки приведет к раскрыванию споры.

Таким образом, форма линзы первого типа является наиболее прочной, а форма шара или сигары — лишь удовлетворительной. Форма лин-

зы удобнее также и тем, что в одном и том же объеме умещается большее количество спор, имеющих форму линз, чем того же размера спор шаровидной формы, так как пустое пространство между спорами уменьшается. На рис. 7 видно, что объем пустого пространства между линзами занимает среднее положение: между шарами оно наибольшее, между параллелепипедами — равно нулю.

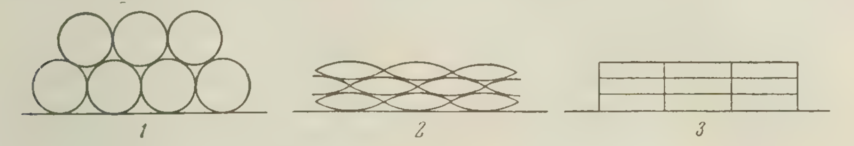


Рис. 7. Величина просвета между геометрическими телами различной формы
1 — шары, *2* — линзы, *3* — параллелепипеды

В свете этих данных становится понятным, почему тканевый паразитизм получил наиболее широкое распространение именно у Platysporea, споры которых имеют форму линз первого типа. Характерно, что у Bipolaria и Eurysporea паразитирование в тканях имеет место только у представителей тех родов, форма которых соответствует сигаре (Myxidium) или приближается к форме шара (Sphaerospora, Chloromyxum, Caudomyxum, Wardia, Mitraspora). В последних случаях увеличению прочности спор способствует также уменьшение их объема. Там, где форма спор приближается к линзе второго типа или уклоняется от нее в сторону удлинения створок в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, тканевый паразитизм отсутствует (Ceratomyxa, Myxoproteus и др.). Единственным исключением из этого правила является Ceratomyxa shasta, которая, по данным Нобля (E. R. Noble, 1950), паразитирует в тканях ряда внутренних органов форели — Salmo gairdneri. Однако в этом случае усиление прочности у зрелой споры достигается сильным изгибанием ее створок назад, что заметно уменьшает длину рычага (рис. 8).

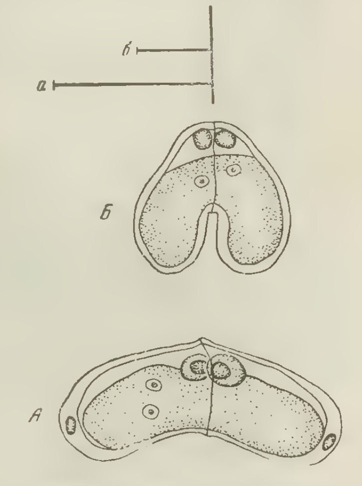


Рис. 8. Споры Ceratomyxa shasta
А — незрелая спора; *а* — длина ее рычага; *Б* — зрелая спора, *б* — длина ее рычага

Разобранные выше закономерности позволяют нам понять и проследить основные пути эволюции в пределах отдельных групп.

Bipolaria (см. рис. 3) являются наиболее примитивной группой, о чем свидетельствует радиальная симметрия спор, отсутствие у них далеко зашедшей специализации (к парению в воде или к паразитированию в тканях), явное преобладание полостных форм, широкое распространение как среди пресноводных, так и среди морских рыб, сильное преобладание форм, живущих в желчном пузыре, и, наконец, наличие примитивного рода Sphaeromyxa, представители которого паразитируют только в желчном пузыре и имеют простые споры с грубой структурой и слаборазвитыми короткими и толстыми стрекательными нитями. Строго говоря, их трудно даже назвать нитями (рис. 9).

В пределах этой группы намечается несколько путей усовершенствования организации миксоспоридий, способствующих большей специализации к определенным условиям.

Прежде всего происходит усовершенствование стрекательного аппарата. Уже все представители родов Myxidium, Sinuolinea, Davisia, Cocco-

тухa и большинство представителей рода Zschokkella имеют настоящие стрекательные нити. Далее, в форме споры имеется ряд изменений, направленных на увеличение возможностей парения ее в воде или, вернее, на уменьшение скорости ее опускания. В пределах родов Sphaeromyxa, Myxidium и Zschokkella это достигается различными изменениями формы споры (сильное

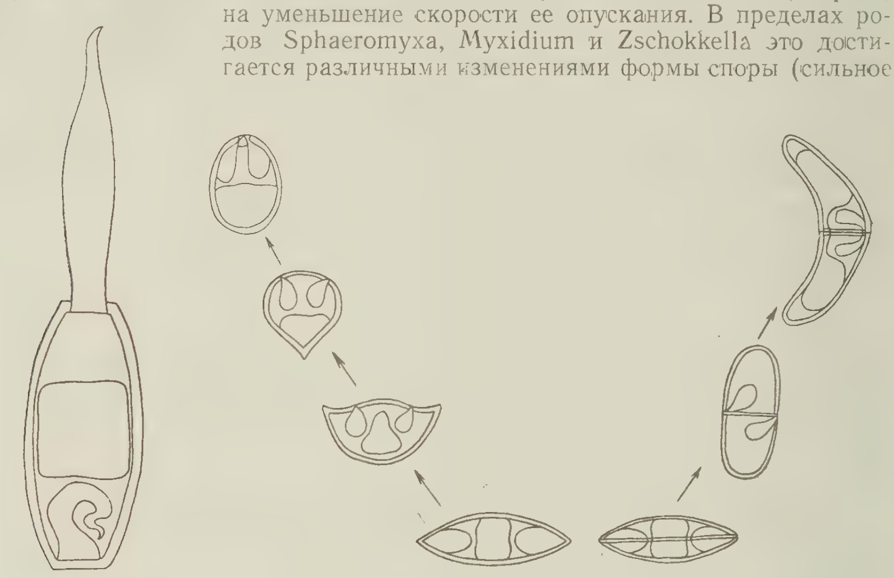


Рис. 9. Схема споры Sphaeromyxa

Рис. 10. Примерная схема происхождения Platysporea и Eurysporea от Bipolaria

вытягивание, изгибание споры на полюсах и т. п.). В роде Sinuolinea это достигается путем сильного уменьшения размеров споры. При этом хотя и происходит некоторое увеличение удельного веса, но одновременно сильно увеличивается возможность подымания спор токами воды. В роде Davisia, который явно произошел от рода Sinuolinea, способность к парению увеличивается за счет образования специальных выростов на створках споры. Это обстоятельство приводит к увеличению поверхности споры, а последнее, как изестно, способствует увеличению возможности парения.

Уже в пределах Bipolaria у родов Zschokkella, Sinuolinea и Davisia имеется нарушение радиальной симметрии благодаря тенденции полярных капсул к перемещению на один полюс. Через род Zschokkella легко себе представить переход к группе Platysporea (рис. 10). Тенденция к уменьшению количества полярных капсул до одной в группе Bipolaria проявляется очень слабо — всего у двух видов (род Coccomyxa). Увеличения числа полярных капсул вообще не наблюдается.

Так как споры, имеющие форму сигары, являются удовлетворительными с точки зрения их прочности, в роде Myxidium имеет место сравнительно далеко зашедшая тенденция перехода к тканевому паразитированию. Так, семь видов Myxidium паразитируют в почках, один — одновременно и в почках и на жабрах, один — на жабрах и по одному виду — в тканях кожи, яичников и в подкожной соединительной ткани.

В группе Platysporea (см. рис. 5) основное направление эволюции шло по линии приспособления к тканевому паразитизму. Представители этой группы встречаются во всех тканях, вплоть до чешуи, хряща и нервной ткани включительно. Пока из 380 видов известно только два, паразитирующих в полостях.

В результате перехода полярных капсул на один полюс при расположении их в плоскости шва, споры приобрели возможность сплющиться в

направлении, перпендикулярном плоскости шва (линза первого типа), что сильно увеличивает их прочность. Это преимущество для приспособления к жизни в тканях влечет за собой некоторые недостатки в форме спор, ограниченные возможности для образования различных выростов уменьшают способность спор к парению в воде и возможность попадания их в рыбу. Однако эти недостатки с лихвой компенсируются колоссальным числом спор, образующихся в вегетативных стадиях (цистах), благодаря переходу к тканевому паразитизму. Кроме того, приуроченность почти всех представителей группы Platysporea к пресным водоемам со сравнительно небольшими глубинами, позволяет целому ряду видов приспособиться так, чтобы рыбы подхватывали их споры непосредственно со дна. Все же и в группе Platysporea имеются приспособления к тому, чтобы уменьшить скорость опускания спор.

В родах Myxobolus, Thelohanellus и Myxosoma этому иногда служит разрастание шовного валика и образование ребрышек на створках, в родах Henneguya, Neohenneguya, Agarella и Hoferellus — образование хвостовых выростов. Однако большого разнообразия в форме спор в группе Platysporea, несмотря на большое количество видов, не наблюдается.



Рис. 11. Примерная схема перехода от рода Myxobolus к роду Thelohanellus

В пределах группы проявляется тенденция к редукции числа полярных капсул. Уже в роде Myxobolus можно обнаружить ряд видов, у которых одна капсула короче другой (рис. 11). В роде Thelohanellus имеется всего одна полярная капсула, хотя почти всегда наблюдается капсулогенное ядро от второй исчезнувшей полярной капсулы. Это уменьшение числа полярных капсул до одной идет параллельно с увеличением длины полярной нити в оставшейся капсуле. Увеличение числа полярных капсул в группе Platysporea наблюдается значительно реже: всего один вид — Agarella gracilis, споры которой имеют четыре капсулы.

В группе Eurysporea (см. рис. 4) основное направление эволюции шло по линии приспособления спор к возможно более медленному погружению в воде, что, увеличивая шансы попадания в рыбу, несколько компенсирует малую продукцию спор, обусловленную преимущественно полостным паразитированием. Это достигается двумя путями.

Первый путь (Leptotheca, Ceratomyxa, Myxoproteus и др.) — это уменьшение удельного веса спор посредством увеличения объема, что сочетается с образованием различных выростов и отростков, увеличивающих площадь поверхности спор. Последнее обстоятельство, как известно, также сильно увеличивает способность споры к парению в толще воды и особенно к подыманию ее восходящими токами воды.

Поскольку форма сигары у спор Bipolaria давала мало возможностей для увеличения способности к парению в толще воды, наиболее перспективным при увеличении объема оказалось сближение полюсов спор при сильном вытягивании самих створок в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Так как при этом перемещение полярных капсул на один полюс запаздывало, последние при сближении полюсов должны были переместиться в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, что и является характерным для всей группы Eurysporea. На рис. 10 изображена Ceratomyxa lunata, форма споры которой является характерными для рода, а полярные капсулы открываются на разных полюсах, так как они еще не переместились на один полюс. Ряд видов может служить иллюстрацией к постепенному перемещению полярных капсул на один полюс.

В дальнейшем имело место еще большее увеличение способности к парению в воде путем увеличения размеров споры и развития отростков

или эволюция спор для достижения этой же цели шла вторым путем. В этом случае уменьшение возможности опускания спор на дно достигается резким уменьшением размеров спор, что способствует подъему спор током воды, особенно в тех случаях, когда створки спор снабжены ребрышками и отростками (Sphaerospora, Wardia, Mitraspora, Chloromyxum, Caudomyxum). Наиболее сильное уменьшение размеров спор и

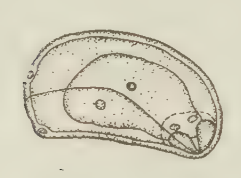


Рис. 12. Спора Parvicapsula asymmetrica

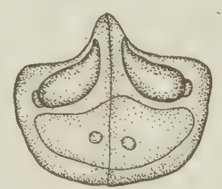
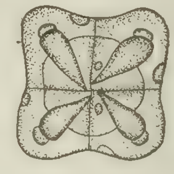



Рис. 13. Споры Kudoa

соответственно их полярных капсул имеет место у родов Chloromyxum и Caudomyxum. Такое сильное уменьшение размеров полярных капсул, связанное с уменьшением длины стрекательной нити, вызвало, по-видимому, необходимость удвоения числа полярных капсул: вместо одной пары — две. Этим и объясняется, возможно, то обстоятельство, что в группе Eurysporea явление увеличения числа полярных капсул распространено значительно шире (62 вида), чем в группе Platysporea. В то же самое время известен всего один случай уменьшения числа полярных капсул до одной (Unicapsula muscularis).

Наличие сравнительно небольших спор шаровидной или близкой к ней формы, являющейся удовлетворительной с точки зрения прочности, позволило представителям некоторых родов (Sphaerospora, Wardia, Mitraspora, Chloromyxum, Caudomyxum, Unicapsula) перейти к тканевому паразитизму. В группе Eurysporea два вида паразитируют в мальпигиевых клубочках, один — в клубочках и в ткани почек, пять в — ткани почек, два — в жабрах, два — в мышцах и по одному виду — в яичниках, соединительной ткани, ушной капсуле и чешуе. В одном случае имеет место уже упомянутый аберрантный переход Ceratomyxa lunata к паразитированию в тканях.

Особняком пока стоит лишь семейство Parvicapsulidae, поскольку до сих пор известен лишь его представитель — Parvicapsula asymmetrica (Шульман, 1953). Однако наличие у его спор двух створок сближает это семейство со всеми только что разобранными миксоспоридиями (рис. 12).

В разрез со всеми разобранными здесь закономерностями идут несколько видов, которые ранее относились к роду Chloromyxum. Они встречались в тканях только морских рыб. В 1947 г. Мэглич (P. A. Meglitsch) обнаружил, что споры этих миксоспоридий состоят не из двух створок, как это до сих пор предполагалось, а из четырех (рис. 13). Таких видов насчитывается в настоящее время 14. Все они паразитируют в тканях.

В 1953 г. японские исследователи Араи и Мацумото (I. Arai and K. Matsumoto, 1953) обнаружили в мышцах Noethunnus macropterus паразита, споры которого состоят из шести створок и имеют шесть полярных капсул, и присвоили ему название Hexacapsula neothunni (рис. 14). Такого рода многостворчатые споры не являются прочными и это обстоятельство опять-таки не совпадает со всеми приведенными выше доводами. Эти несоответствия становятся понятными, если мы обратим внимание на вегетативные стадии данных паразитов. Хотя их изученность нельзя считать сколько-нибудь достаточной, однако известно, что вегетативные стадии этих тканевых паразитов существенно отличаются от веге-

тативных стадий всех тканевых миксоспоридий с двустворчатыми спорами тем, что вызывают не образование цист, окруженных соединительнотканной капсулой хозяина, а гистолиз ткани, о чем свидетельствуют даже некоторые видовые названия (Kudoa histolytica). При таком положении вещей паразит не испытывает давления со стороны тканей хозяина и поэтому прочность споры перестает быть существенным фактором при приспособлении к паразитированию в тканях. В то же самое время наличие сравнительно большого количества створок, каждая из которых выступа-

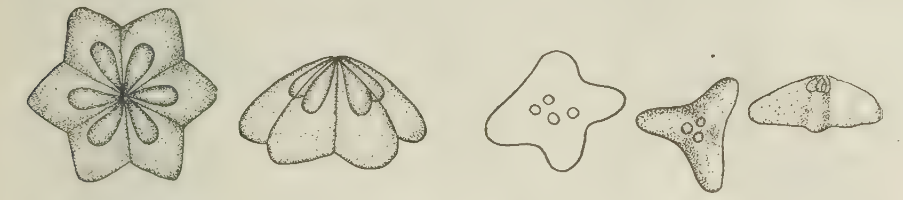


Рис. 14. Споры Hexacapsula neothunni

Рис. 15. Споры Trilospora californica

ет в виде отростка, сильно увеличивает способность спор к парению, что чрезвычайно важно в морских водоемах с большими глубинами, где опускание на дно может свести на нет всякую возможность попадания в хозяина. Таким образом, мы сталкиваемся здесь с принципиально иным путем приспособления к паразитированию в тканях, связанным не столько с формой и прочностью спор, сколько с иным характером воздействия вегетативных стадий на ткани хозяина. В этом случае длительный путь постепенного приспособления к жизни в тканях, проходящий через почки, становится излишним. Поэтому тканевый паразитизм такого рода возник именно у морских рыб со слабо развитыми мальпигиевыми клубочками. Именно поэтому мы не встречаем среди данной группы миксоспоридий никаких следов постепенного перехода к тканевому паразитизму через органы выделения. Исходной формой для всей этой группы является, по-видимому, Trilospora californica, паразитирующая в желчном пузыре Gibonsia elegans. Хотя Нобль (E. R. Noble, 1939), открывший этот вид, не сумел разглядеть швов на споре, однако из его рисунков видно, что споры имеют характерные три рога, соответствующие трем полярным капсулам (рис. 15). В сравнительно часто встречающихся уродливых спорах с четырьмя полярными капсулами имеются соответственно не три, а четыре, рога, что косвенным образом может указывать на то, что увеличение числа полярных капсул происходит параллельно с увеличением числа створок.

Таким образом, все миксоспоридии распадаются на две резко отличающиеся друг от друга группировки. Первая — Bivalvulea, многочисленная и богатая видами, объединяет все формы, имеющие двустворчатые споры. Вторая — Multivalvulea, состоящая из небольшого числа видов, охватывает тех миксоспоридий, споры которых состоят из большего числа створок (три, четыре и шесть). Характер приспособления этих двух группировок к паразитированию в тканях резко различен.

Мы затрудняемся в настоящий момент дать правильное таксономическое толкование этих группировок. Различия групп Bipolaria, Eurysporea и Platysporea, с одной стороны, являются столь существенными и так хорошо увязываются с экологией этих групп, что последние легко укладывались в понятие подотрядов (Шульман, 1959). С другой стороны, отличия этих трех двустворчатых групп от многостворчатых еще более существенны и в таком случае должны соответствовать отрядам. Тогда миксоспоридии, актиномиксидии и микроспоридии должны быть повышены в ранге и соответствовать понятию подклассов. Такого рода предположе-

ния не лишены оснований, так как различия между этим паразитами весьма существенны и вряд ли могут уместиться в понятие отряда. Однако впредь до более полного изучения как самих миксоспоридий, так и смежных с ними групп животных мы воздерживаемся от этого шага и оставляем за миксоспоридиями ранг отряда. В таком случае Bivalvulea и Multivalvulea должны рассматриваться как подотряды, а Bipolaria, Eurysporea и Platysporea — как надсемейства.

Система миксоспоридий в нашем представлении должна выглядеть примерно так.

ОТРЯД **MYXOSPORIDIA** BÜTSCHLI, 1881

А. Подотряд **Bivalvulea** subord. n. Schulman

I. Надсемейство **Bipolaria** n. comb. Tripathi, 1949; emend. Schulman

Семейство **Myxididae** Thélohan, 1892

1. Sphaeromyxa Thélohan, 1892
2. Myxidium Bütschli, 1882
3. Zschokkella Auerbach, 1910
4. Coccomyxa Leger et Hesse, 1907

Семейство **Sinuolineidae** Schulman fam. n., 1959 [3]

5. Sinuolinea Davis, 1917
6. Davisia Laird, 1953

II. Надсемейство **Eurysporea** n. comb. Kudo, 1920; emend. Schulman

Семейство **Ceratomyxidae** Doflein, 1899

1. Ceratomyxa Thélohan, 1892
2. Leptotheca Thélohan, 1895
3. Myxoproteus Doflein, 1898
4. Wardia Kudo, 1920

Семейство **Sphaerosporidae** Davis, 1917

5. Sphaerospora Thélohan, 1892.
6. Unicapsula Davis, 1924
7. Chloromyxum Mingazzini, 1890
8. Caudomyxum Bauer, 1948

Семейство **Myxobilatide** Schulman, 1953

9. Myxobilatus Davis, 1944

III. Надсемейство **Platysporea** n. comb. Kudo, 1920; emend. Schulman

Семейство **Myxosomatidae** Poche, 1913

1. Myxosoma Thélohan, 1892
2. Agarella Dunkerly, 1915

Семейство **Myxobolidae** Thélohan, 1892

3. Myxobolus Bütschli, 1882
4. Thelohanellus Kudo, 1933
5. Henneguya Thélohan, 1892
6. Neohenneguya Tripathi, 1952
7. Hoferellus Berg, 1898

Добавление к подотряду Bivalvulea

Семейство **Parvicapsulidae** Schulman, 1953

1. Parvicapsula Schulman, 1953

Б. Подотряд **Multivalvulea** subord. n. Schulman

Семейство **Trilosporidae** fam. n. Schulman [4]

1. Trilospora Noble, 1939

---

[3] Семейство Sinuolineidae; Bipolaria с двумя округлыми створками спор, иногда снабженными отростками, имеющими извитую шовную линию и округлые полярные капсулы, расположенные на разных полюсах споры. Паразиты мочевого, реже — желчного пузырей.

[4] Семейство Trilosporidae; Multivalvulea со спорами, состоящими из трех (?) створок и имеющими три полярных капсулы. Паразиты желчного пузыря.

Семейство **Tetracapsulidae** fam. n. Schulman [5]

2. Kudoa Meglitsch, 1947

Семейство **Hexacapsulidae** fam. n. Schulman [6]

3. Hexacapsula Arai et Matsumoto, 1953

Мы уже упоминали о попытке Готшалка (1957) рассмотреть пути эволюции внутри отряда миксоспоридий, а также решить вопрос о происхождении этих животных. Не располагая возможностью дать в настоящей статье полный разбор его филогенетических построений, мы все же считаем нужным отметить, что попытка его и Ульриха (W. Ulrich, 1951) вывести миксоспоридий, равно как и других представителей отряда Cnidosporidia, из Mesozoa нельзя считать удачной. Во-первых, нельзя основывать филогенетические построения на элементах сходства жизненного цикла у тех групп животных, где этот цикл еще по сути дела неизвестен. Во-вторых, Готшалк исходит из предпосылки, что паразитирование во всех случаях и во всех группах животных обязательно приводит к упрощению организации.

Между тем, как раз в пределах типа Protozoa чаще всего имеет место противоположная картина. Уже Дункерли (I. S. Dunkerly, 1925) указывал, что правило об упрощении организма при паразитическом образе жизни неприменимо к простейшим. В. А. Догель (1951) отмечал, что простейшие, паразитирующие в пищеварительной системе, обнаруживают несомненную наклонность к усложнению строения. Самые сложноустроенные и высокоразвитые простейшие встречаются именно среди этих паразитов. Примером могут служить Entodiniomorpha, Hypermastigina и другие группы простейших. Можно с уверенностью сказать, что такого же рода явление усложнения организации в большинстве случаев имеет место и при паразитировании простейших в других органах. Исключение составляют только те внутриклеточные простейшие паразиты, существование которых в другом организме не повлекло бы за собой увеличения размеров.

По-видимому, преобладание усложнения организации среди Protozoa при паразитировании связано с общей закономерностью эволюции простейших, открытой В. А. Догелем (1929, 1947, 1951). Ведущей чертой эволюции среди Protozoa является полимеризация их органелл, причем, по мнению В. А. Догеля, одной из важнейших причин полимеризации является прогрессирующее увеличение размеров животных, когда при этом не происходит соответственного увеличения размеров отдельных органоидов. Увеличение размеров тела простейшего при паразитировании его в другом организме часто приводит к полимеризации тех или иных его органелл, а это можно рассматривать только как усложнение организации.

У миксоспоридий под влиянием паразитического образа жизни произошло сильное увеличение размеров тела, сопровождаемое полимеризацией. Эта полимеризация выразилась в умножении числа ядер, среди которых произошла даже специализация и разделение функций. Один тип ядер — вегетативные, которые делятся амитотически и обеспечивают рост и бесполое размножение, другой тип — генеративные, которые делятся кариокинетически и участвуют в спорогонии, образуя даже как бы специальный орган размножения — панспоробласт. Что же касается спор, то они представляют собой настоящее многоклеточное образование, в котором каждая клетка достигла высокой степени специализации (створки, стрекательные капсулы, амебоидный зародыш).

Все это заставляет согласиться с мнением Дункерли (I. S. Dunkerly,

[5] Семейство Tetracapsulidae; Multivalvulea со спорами, состоящими из четырех створок и имеющими четыре полярных капсулы. Тканевые паразиты.

[6] Семейство Hexacapsulidae; Multivalvulea со спорами, состоящими из шести створок и имеющими шесть полярных капсул. Тканевые паразиты.

1925) и Нобля (E. R. Noble, 1944), что миксоспоридии являются высоко специализированной группой паразитических Protozoa, которые настолько усложнились, что приобрели ряд черт многоклеточных животных. Они достигли примерно уровня Mesozoa, что и явилось причиной конвергентного сходства в некоторых признаках. Пока еще трудно указать, какие животные являются исходными формами для миксоспоридий. Однако полное отсутствие на всех стадиях таких органов движения, как жгутики или реснички и малое количество органелл, наряду с амебоидным характером вегетативных стадий и наличием амебоидного зародыша, заставляет с большой долей вероятности предполагать, что миксоспоридии произошли от каких-то паразитических саркодовых. Итак, Myxosporidia вместе со всем классом Cnidosporidia являются весьма интересным примером одного из частных случаев перехода к многоклеточному состоянию, причем не от жгутиконосцев, а от саркодовых.

ЛИТЕРАТУРА

Догель В. А., 1929. Polymerisation als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoen, Biol. Zentralbl., B. 49, Nr. 8.—1947. Явления полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в животном царстве и их эволюционное значение, Изв. АН СССР, сер. биол., № 4.— 1951. Общая протистология, Изд-во «Сов наука», М.— 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных, Изд-во Ленингр. гос. ун-та.

Заварзин А А., 1938. Об изменениях мышечного волокна соматической мускулатуры бычка (Cottus gobio) под влиянием внутреннего паразита, Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. XIX, вып. 3. См. также в кн. «Избр. тр.», 1953, т. II.

Шульман С. С., 1953. Новые и малоизученные слизистые споровики Белого моря, Зоол. ж., т. XXXII, вып. 3.— 1959. Новая система миксоспоридий, Тр. Карельск. филиала АН СССР, вып. XIV, сер. паразитол.

Шульман С. С. и Шульман-Альбова Р. Е., 1953. Паразиты рыб Белого моря, Изд-во АН СССР, М.—Л.

Arai Y. and Matsumoto K., 1953. On a new Sporozoa, Hexacapsula neothunni gen. et sp. nov., from the Muscles of Yellowfish. Tuna, Neothunnus macropterus, Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., vol. 18, No. 7.

Auerbach M., 1910. Die Cnidosporidien (Myxosporidien, Actinomyxidien, Microsporidien). Monographishe Stude, Leipzig.

Davis H. S., 1917. Myxosporidia of the Beaufort Regio. A systematic and biology study, Washington. Bull. H. S. Bur. Fish., vol. 35.— 1944. A revision of the genus Henneguya (Myxosporidia) with description of two new species, Trans. Amer. Micr. Soc., vol. 63, No 4.

Doflein F., 1899. Fortschritte auf dem Gebiete der Myxosporidienkunde. Zusammenfassende Übersicht, Zool. Centralbl., B. 6.— 1916. Die Lehrb. der Protozoankunde 4 ed.

Dunkerly J. S., 1925. The Development and Relationships of the Myxosporidia, Quarterly J. Microscopical. New ser., No. 274, vol. 69, part II.

Gottschalk C., 1957. Die Amöbosporidien. Eine vergleichende Betrachtung ihrer Entwicklungszyklen unter Berücksichtigung ihrer systematischen Stellung in Tierreich, Zeitschr. f. wissensch. Zool., B. 160, H. 1—2.

Kudo R., 1919 (1920). Studies on Myxosporidia. A Synopsis of genera and species of Myxosporidia, Illinois Biol. Monogr., vol. V, No. 3 and 4.— 1921. On the Nature of Structures characteristic of Cnidosporidian spores, Trans. Amer. Microscop. Soc., vol. 40.— 1933. A taxonomic consideration of Myxosporidia, Trans. Amer. Microscop. Soc., vol. 52, No. 3.

Meglitsch P. A., 1947. Observation on Kudoa clupeidae (Hahn) gen. nov., J. Parasitol., vol. 33.

Noble E. R., 1939. Myxosporidia from the pool fishes of California, J. Parasitol., vol. 25.— 1944. Life cycles in the Myxosporidia, Quart. Rev. Biol., vol. 19 (3).— 1950. On a Myxosporidian (Protozoa) parasite of California trout. J. of Parasit. 36(5).

Parisi B., 1912. Primo contributo distribusione dei Missosporidi in Italia, Atti soc. ital. sci. nat., tomo 50.

Poche F., 1913. Das System der Protozoen, Arch. f. Protist., B. 30.

Smith H., 1929. The excretion ammonia and urea by the gills of fish, J. biol. chem., vol. 81.

Thélohan P., 1892. Observation sur les myxosporidies et éssai de classification de ces organismes, Bul. Soc. philom., 4.

Tripathi Y. R., 1948. Some new Myxosporidia from Plimouth with proposed new classification of the order, Parasitology, vol. 39, 1—2.

Ulrich W., 1951. Vorschläge zu einer Revision der Großeinteilung des Tierreiches. Verhandl., Deutsch. Zool. Ges., Zool. Anz., 15 supplbd.

THE MAIN DIRECTION OF EVOLUTION IN THE ORDER MYXOSPORIDIA

S. S. SHULMAN

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The use of the plan of the spore structure (especially the interdisposition of valves and polar capsules) as the principal criterion for the creation of the system of Myxosporidia permits to connect this system with morphology and ecology of both spores and vegetative stages. This gives the opportunity to make clear the main paths of the evolution within the ranges of the order given.

The order Myxosporidia is divided into two suborders: Bivalvulea (spores consisting of two valves) and Multivalvulea (spores consisting of more then two valves). The transition of Myxosporidia from the initial parasitism within the cavity of the gall beadder to that in tissues leads to a sharp increase of the dimensions of vegetative stages and the production of spores. In this process of the transition the resistence to mechanical pressure of the host's tissues is the main problem.

In the suborder Multivalvulea with fragile spores this problem is solved by the ability of vegetative stages to histolise the tissues of the host. In the suborder Bivalvulea where vegetative stages are surrounded by connective tissue capsule of the host it is achieved by means of the increase of the solidity of spores.

For the suborder Bivalvulea three superfamilies have been established.

In representatives of Platysporea the polar capsules having shifted to one pole are owing to their position on the opposite ends of the spore, are situated in the sutural plane between the valves and in the plane perpendicular to it. This superfamily is most primitive and initial for two other superfamilies. In Bipolaria specialisation to the floating of the spores in water and parasitising in tissues is expressed rather faintly.

In representatives of Platysporea the polar capsules having shifted to one pole are situated in the sutural plane. Flattening of the spores in the plane perpendicular to sutural plane increases the solidity. Faint ability of spores to float in water, that decrease the chance of their entering fish, are compensated by the colossal amount of spores formed in vegetative stages.

In the superfamily Eurysporea the polar capsules are situated in the plane perpendicular to the sutural plane. Spores are adapted to the slowest immersion in water, which increases the chances of their entering fish and thus compensates the small production of spores.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

О ЕСТЕСТВЕННОЙ СИСТЕМЕ РОДА SCHISTOCEPHALUS CREPLIN (CESTODA, LIGULIDAE)

М. Н. ДУБИНИНА

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Schistocephalus solidus (Müller, 1776) — щелеголов до последнего времени был известен как единственный вид рода Schistocephalus Creplin, 1829, входящего в состав подсемейства ремнецов — Ligulinae Lühe, 1899 семейства Diphyllobothriidae Lühe, 1910.

Цикл развития Sch. solidus, как и у других представителей этого семейства, очень сложен и идет по единой, общей для Diphyllobothriidae схеме: половозрелые черви развиваются в кишечнике теплокровных животных (у представителей Ligulinae Lühe, 1899 — в птицах, а экспериментально и в млекопитающих, у представителей Diphyllobothriinae Lühe, 1910 — в млекопитающих и птицах), яйца и корацидии — свободно в пресной воде, процеркоиды — в полости тела веслоногих ракообразных (Cyclopoida и Calanoida) и плероцеркоиды — в полости тела (у Ligulinae), мускулатуре и внутренних органах (у Diphyllobothriinae) рыб. Несмотря на это, экспериментальные исследования полных циклов развития и сравнительно-морфологическое изучение отдельных фаз развития у представителей разных родов Diphyllobothriidae (Дубинина, 1950, 1953, 1955, 1957, 1957а, 1957б, 1959; Морозова, 1955) показали принципиальные отличия в процессах онтогенетического развития у представителей разных подсемейств (Дубинина, 1957), на основании чего мы и выделили их в самостоятельные семейства: Ligulidae fam. n. с родами Ligula Bloch, 1782; Digramma Cholodkowsky, 1914; Schistocephalus Creplin, 1829 и Diphyllobothriidae Lühe, 1910 с родами Diphyllobothrium Cobbold, 1858; Diplogonoporus Lönnberg, 1892; Pyramicocephalus Monticelli, 1890 и др. (Дубинина, 1957б).

Для представителей семейства Ligulidae характерной особенностью является исключительно узкая специфичность на фазе плероцеркоида, сказывающаяся в выборе второго промежуточного хозяина — рыбы. Как это было показано нашими предыдущими работами, такая строгая приуроченность плероцеркоидов отдельных видов ремнецов (Ligulidae) к определенным группам или видам рыб связана со сложным морфо-физиологическим развитием паразита на этой фазе цикла, которое может протекать лишь в определенных условиях среды — в организме физиологически сходных видов рыб.

Из всех Ligulidae род Schistocephalus имеет наиболее высоко организованных плероцеркоидов (Hopkins and Smyth, 1951; Дубинина, 1957 б), которые по степени морфологического развития близки к состоянию неотении. У Sch. solidus на личиночной фазе — плероцеркоида во втором промежуточном хозяине (рыбе) происходит почти полный органогенез половой системы. Кроме закладки всех половых желез, что наблюдается на фазе плероцеркоида и у других ремнецов родов Ligula и Digramma, у Sch. solidus происходит полное формирование половых про-

токов и, более того, — расчленение стробилы на отдельные настоящие членики, или проглоттиды (см. рис. 4 и 5), что отсутствует на фазе личинки у всех других представителей класса Cestoda.

Высказанное нами ранее теоретическое обоснование степени специфичности у паразитических червей на разных фазах их жизненного цикла (Дубинина, 1953, 1957 и 1957 б) при экспериментальном изучении и сравнительно-морфологическом анализе жизненного цикла Sch. solidus привело нас к следующим выводам.

1. У Sch. solidus (в большей степени, чем у других ремнецов родов Ligula и Digramma) на фазе плероцеркоида происходят исключительно сложные процессы морфо-физиологической перестройки попавшего в рыбу просто устроенного процеркоида в высоко организованного инвазионного плероцеркоида, с полностью развитой, но еще не функционирующей половой системой.

2. Фаза плероцеркоида у представителей рода Schistocephalus более, чем у других ремнецов, усложнена тем, что она включает большую часть процессов развития следующей за ней фазы — взрослого червя, которые у большинства других ленточных червей осуществляются в окончательном хозяине. Вместе с тем, взрослые черви рода Schistocephalus, развитие которых сводится к формированию яиц (что стимулируется температурой тела теплокровного животного), являются мало специфичными паразитами и могут развиваться в любых птицах и млекопитающих, заглатывающих плероцеркоидов целиком, а при соответствующей температуре — также и в искусственных средах (Smyth, 1950, 1953, 1954; Дубинина, 1957 б).

3. В связи со сложностью процессов развития плероцеркоиды рода Schistocephalus являются узкоспецифичными паразитами, развивающимися и достигающими инвазионного состояния только в строго определенных условиях среды (организме хозяина), которым могут отвечать лишь немногие, физиологически сходные, а следовательно, и систематически близкие виды рыб.

Между тем, в литературе для плероцеркоида Sch. solidus, принимаемого за единственный вид рода Schistocephalus, как вторые промежуточные хозяева указываются рыбы четырех семейств пяти родов и 12 видов (см. списки видов, составленные по Cooper, 1918 и Дубининой, 1957 б).

СПИСОК ВИДОВ РЫБ, В ПОЛОСТИ ТЕЛА КОТОРЫХ ОБНАРУЖЕНЫ ПЛЕРОЦЕРКОИДЫ РОДА SCHISTOCEPHALUS[1]

I. Семейство Casterosteidae

*1. Gasterosteus aculeatus L. — Европа, Азия и Северная Америка
*2. Pungitius pungitius (L.) — Европа, Азия

II. Семейство Cottidae

3. Cottus poecilopus Heck. — Европа (Швеция)
*4. C. gobio L. — Европа (Карелия, дельта Дуная)
*5. C. kneri Dyb. — Азия (оз. Байкал)
*6. C. kaganowskii Berg — Азия (залив Св. Лаврентия)
*7. C. kessleri Dyb. — Азия (оз. Байкал)
8. C. bairdii Girard — Северная Америка
9. C. formosus Girard — Северная Америка (оз. Онтарио)
10. C. scorpius — Европа

III. Семейство Cottocomephoridae

*11. Batrachocottus baicalensis (Dyb.) — Азия (оз. Байкал)

IV. Семейство Cobitidae

*12. Nemachilus crassus Nik.— — Азия (Китай, оз. Алык-Нор)

[1] Виды рыб, из которых мы имели материал по плероцеркоидам рода Schistocephalus, отмечены звездочкой.

Проведенный нами морфологический анализ большого материала по плероцеркоидам рода Schistocephalus из колюшковых (семейство Gasterosteidae), в меньшей степени — из бычковых рыб (семейство Cottidae и Cottocomephoridae) и из гольцов (семейство Cobitidae) различных водоемов Советского союза показал, что при исключительном постоянстве строения половой системы у вполне сформированных инвазионных плероцеркоидов из различных видов рыб наблюдаются довольно значительные расхождения в количестве члеников (проглоттид) в их стробилах (Дубинина, 1957 б). Построенные на этих материалах вариационные кривые (рис. 1) дали особенно убедительную картину дивергенции этого признака (количества члеников в стробиле) у плероцеркоидов из колюшек разных видов и родов. При этом интересно отметить, что собранный нами в 1958 г. дополнительный материал из колюшек обоих видов при включении его в ранее построенные вариационные кривые (Дубинина, 1957 б) совсем не изменил их характера.

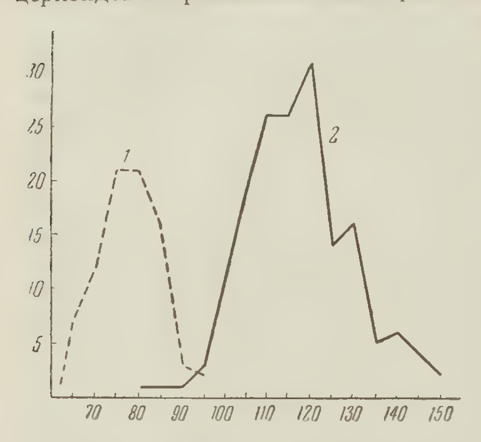


Рис. 1. Вариационные кривые количества члеников в стробилах плероцеркоидов Schistocephalus
1 — из девятииглой колюшки, *2* — из трехиглой колюшки

Как видно из вариационных кривых (рис. 1), количество члеников у плероцеркоидов рода Schistocephalus из девятииглых колюшек (просчитано 82 стробилы) варьирует от 62 до 92, однако чаще встречаются особи с 75—80 члениками, а у плероцеркоидов из трехиглых колюшек (просчитана 161 стробила) — от 79 до 148 и чаще встречаются особи с 110—120 члениками. Хотя по этому признаку и нет разрыва между крайними экземплярами плероцеркоидов из колюшек разных видов, число совпадений оказалось настолько незначительным, что дало нам возможность предположить наличие здесь двух подвидов или даже самостоятельных видов рода Schistocephalus, плероцеркоиды которых в процессе исторически сложившегося морфо-физиологического соответствия паразита хозяину адаптировались к паразитированию в разных видах и родах колюшек.

Для проверки этого предположения были поставлены две серии опытов по перекрестному заражению девятииглых колюшек (Pungitius pungitius) формой Schistocephalus из трехиглой колюшки и наоборот — трехиглых колюшек (Gasterosteus aculeatus) формой Schistocephalus из девятииглых колюшек.

ОПЫТЫ ПО ЗАРАЖЕНИЮ КОЛЮШЕК ПЛЕРОЦЕРКОИДАМИ РАЗНЫХ ФОРМ SCHISTOCEPHALUS

Опыты по заражению колюшек проводились с октября 1956 г. по январь 1957 г. (Дубинина, 1957 б) и с августа по октябрь 1957 г.

В первую серию опытов по заражению колюшек формой Schistocephalus из трехиглых колюшек было взято 45 девятииглых и для контроля — четыре трехиглых колюшки (табл. 1), во вторую серию по заражению рыб формой Schistocephalus из девятииглых колюшек было взято шесть трехиглых и в контроле — восемь девятииглых колюшек (табл. 2).

Все рыбы, взятые в опыты, были свободны от плероцеркоидов рода Schistocephalus, так как были взяты из водоемов, контролируемых в этом

Таблица 1

Первая серия опытов по заражению девятииглых и трехиглых колюшек формой Schistocephalus из Gasterosteus aculeatus (Sch. solidus s. str.)

№ п/п	№ опыта	Число зараженных циклопов, скормленных рыбам	Общ. колич. процеркоидов в циклопах	Продолжительность опытов в сутках	Результаты вскрытия рыб
		Заражение P. pungitius			
1	17	3	7	1	1 процеркоид в кишечнике
2	18—0*	1 + 1 + 1**	3	3,4 и 6	Не заражена
3	39	4	9	7	» »
4	22	1 + 3	5	7 и 9	» »
5	40	5	8	12	» »
6	18	4 + 1	16	13 и 28	» »
7	25	3	11	14	» »
8	49	2	2	17	» »
9	50	3	3	17	» »
10	48	3	3	18	» »
11	23—1	1 + 1 + 1	4	18,30 и 36	» »
12	23—2	1 + 1 + 1	4	18,30 и 36	» »
13	2[illegible]—1	3	10	19	» »
14	15	3	11	20	» »
15	43	3	7	21	» »
16	34	4	6	23	» »
17	42	6	6	23	» »
18	33	4	7	27	» »
19	47	>5	>6	29	» »
20	35	5	9	30	» »
21	33	5	7	30	» »
22	37	4	12	30	» »
23	44	2	2	30	» »
24	45	4	6	30	» »
25	46	4	6	30	» »
26	41	5	9	31	» »
27	38	3	10	32	» »
28	19	2 + 2	11	44	» »
29	23	3	>14	58	» »
30	24	3	9	59	» »
31	20	4	8	62	» »
32	21	2	10	62	» »
33	16	3 + 1	15	63 и 64	» »
34	41—1	1 + 2	10	67 и 90	» »
35	30—1	2 + 1	21	78 и 92	» »
36	40—2	1 + 1	7	78 и 92	» »
37	44—2	2 + 1	4	79 и 91	» »
38	44—1	2 + 1	4	79 и 93	» »
39	44—3	2 + 1	4	79 и 93	» »
40	2[illegible]—2	X + 1	>5	79 и 106	» »
41	49—0	2 + 1	6	82 и 88	» »
42	40—1	1 + 1 + 1 + 1	13	85, 90, 91 и 92	» »
43	41—2	4 + 1	11	88 и 90	» »
44	40—3	1 + 1	6	89 и 91	» »
45	30—2	2	13	92	» »
		Заражение G. aculeatus (контроль)			
1	51—0	2 + 1	5	98 и 99	Не заражена
2	53—0	2 + 1 + 1	5	55,72 и 75	Заражена, 2 плероцеркоида
3	52—0	1 + 2	5	112 и 114	То же, 3
4	50—0	3 + 1	8	145 и 177	» » 8

* Опыты с двойной нумерацией проводились в 1956 г., с простой — в 1957 г.
** Знаком + соединено число циклопов, скормленных рыбе в разные сроки.

Таблица 2

Вторая серия опытов по заражению трехиглых и девятииглых колюшек формой Schistocephalus из Pungitius pungitius (Sch. pungitii sp. n.)

№ п/п	№ опыта	Колич. зараженных циклопов, скормленных рыбе	Общ. колич. процеркоидов в циклопах	Продолжительность опытов в сутках	Результаты вскрытия рыб
Заражение G. aculeatus					
1	5	1 + 1	9	22 и 23	Не заражена
2	13	3	9	24	» »
3	9	4	5	70	» »
4	10	4	15	70	» »
5	12	5	8	70	» »
6	6	1 + 5	8	71 и 72	» »
Заражение P. pungitius (контроль)					
1	28	2 + 2	5	4 и 5	Заражена
2	30	1 + 1	5	5 и 8	Не заражена?
3	27	3	6	7	Не заражена
4	11	6	10	9	Заражена, 10 плероцеркоидов
5	7	6	10	30	То же, 2
6	14	2 + 3	7	34 и 35	» 3
7	26	1	2	52	» 2
8	8	4	8	57	» 4

отношении в течение ряда лет (рыбхоз «Ропша» в Красносельском районе Ленинградской обл. и пруд Ботанического сада Ленинградского университета).

Исходным материалом для проведения цикловых опытов послужили плероцеркоиды из трехиглых и девятииглых колюшек Финского залива.

Плероцеркоидов из определенного вида колюшек в количестве 3—8 экз. пинцетом вводили в пищевод птиц (голубь, домашняя утка, скворец, грач, ворона), а в одном случае,— в пищевод котенка. Через 40—50 час. животных вскрывали и в кишечнике их находили половозрелых Schistocephalus, матки которых были переполнены яйцами. Полученные из отдельных червей яйца помещали в кристаллизаторы с отстоянной водопроводной водой, которую ежедневно меняли. На 10—12-е (при температуре 22—25°) или 17—19-е сутки (при температуре 16—18°) из яиц вылуплялись корацидии, к которым сразу же подсаживали различных незараженных циклопов (Cyclops strenuus Fisch., Macrocyclops albidus Jur., Acanthocyclops gigas Claus и Diaptomus gracilis Sars). Циклопы заглатывали корацидиев, и на 7—8-й (при температуре 22—25°) или 13—14-й (при температуре 16—18°) дни в полости тела у них развивались инвазионные процеркоиды.

Циклопов с инвазионными процеркоидами Schistocephalus из трехиглой колюшки скармливали девятииглым и для контроля — трехиглым колюшкам (табл. 1) и, наоборот, циклопов с процеркоидами Schistocephalus из девятииглой колюшки скармливали трехиглым, а для контроля — девятииглым колюшкам (см. табл. 2).

Для заражения рыб по одной помещали в небольшой плоский аквариум и туда им, пипеткой по одному, спускали зараженных инвазионными процеркоидами циклопов. Так как у колюшек предварительно был выработан условный рефлекс на прием живого корма — дафний и циклопов, при одновременном постукивании пинцетом по краю аквариума, они в большинстве случаев сразу схватывали выпущенных в воду циклопов. В редких случаях при скармливании рыбам малоподвижных зара-

женных циклопов последних приходилось помещать внутрь надрезанных с одного конца личинок Tendipedidae (мотыль), которых рыбы поедают очень охотно.

Обычно одной колюшке как в основных, так и в контрольных опытах скармливалось свободно или с мотылем от 2 до 6 экз. одного или двух видов циклопов, зараженных в сумме 2—16, но чаще 4—9 процеркоидами (см. табл. 1 и 2).

В некоторых опытах (табл. 1, опыты № 8—0, 22, 28 и т. д.) зараженных процеркоидами циклопов скармливали рыбе не одновременно, а в два-три срока с промежутками в несколько дней. В случае положительных результатов это могло решить вопрос о возможности повторного заражения рыб плероцеркоидами Schistocephalus.

В опытах по заражению рыб использовались в основном три вида циклопов — Cyclops strenuus, Acanthocyclops gigas и Macrocyclops albidus, зараженные процеркоидами в возрасте от 11 до 34 дней.

Видовой состав циклопов и возраст находящихся в них процеркоидов точно регистрировался в дневнике и учитывался при оценке результатов опытов.

В итоге проведенные нами две серии основных опытов по перекрестному заражению Schistocephalus девятииглой колюшки трехиглых колюшек (см. табл. 1) и, наоборот, Schistocephalus трехиглой колюшки — девятииглых колюшек (см. табл. 2), дали отрицательные результаты.

Из 45 девятииглых колюшек, участвовавших в первой серии опытов (см. табл. 1), плероцеркоидами Schistocephalus из трехиглой колюшки не заразился ни один экземпляр этого вида рыбы. Исключение составляет опыт № 17 (см. табл. 1), где при вскрытии девятииглой колюшки, погибшей через 24 часа после заражения, на внутренней стенке кишечника был найден один подвижный процеркоид Schistocephalus трехиглой колюшки. На основании этого опыта можно заключить, что процеркоиды Schistocephalus, попадая в организм не свойственного им хозяина, в первые сутки пребывания в нем сохраняют жизнеспособность и пытаются проникнуть через стенку кишечника в полость тела. Однако, как показали все остальные 44 опыта, поставленные на более длительный срок (от 3 до 92 дней), дальнейшего развития процеркоидов в плероцеркоидов Schistocephalus из трехиглой колюшки в девятииглых колюшек не происходит. Между тем контрольные опыты этой серии (см. табл. 1) по заражению трехиглых колюшек соответствующими им плероцеркоидами Schistocephalus дали положительные результаты. Из четырех контрольных опытов этой серии в трех случаях у трехиглых колюшек было получено 13 экз. экспериментально развившихся плероцеркоидов Schistocephalus трехиглой колюшки.

Так, в опыте 53—0, продолжавшемся 75 дней, одной трехиглой колюшке в начале опыта было скормлено два циклопа с двумя процеркоидами, через 3 дня (за 72 дня до конца опыта) — еще один циклоп с двумя процеркоидами и через 20 дней (за 55 дней до конца опыта) — еще один циклоп с одним процеркоидом. При окончании опыта в полости тела этой рыбы было обнаружено только два плероцеркоида — равных по размеру и одинаковых по степени морфологического развития, вследствие чего мы и относим их к одному возрасту — 72 или 75 дней.

В опыте 52—0 из пяти процеркоидов, скормленных с тремя циклопами, развились три плероцеркоида в возрасте 112 или 114 дней.

Наконец, в опыте 50—0 из восьми процеркоидов, скормленных рыбе в два срока с перерывом между заражениями в 32 дня, развились все восемь процеркоидов, из них два в возрасте 145 дней и шесть — в возрасте 177 дней. Этот опыт показал, что колюшки, зараженные плероцеркоидами Schistocephalus, могут повторно заражаться ими.

Сходные результаты были получены и во второй серии опытов (см. табл. 2) по обратному заражению Schistocephalus из девятииглой колюш-

ки — трехиглых, а для контроля — девятииглых колюшек. В этой серии все шесть трехиглых колюшек, взятых в основные опыты, оказались не зараженными; в контрольных же опытах из восьми девятииглых колюшек у пяти были обнаружены плероцеркоиды. Всего был получен 21 плероцеркоид, из которых (см. табл. 2): в опыте № 11 из 10 процеркоидов, находящихся в шести циклопах и скормленных одновременно одной девятииглой колюшке, все развились в 10 молодых плероцеркоидов в возрасте 9 дней; в опыте № 7 из 10 процеркоидов развились только два плероцеркоида в возрасте 30 дней; в опыте № 14 из семи процеркоидов развились три плероцеркоида в возрасте 34—35 дней; в опыте № 26 из двух процеркоидов развились два плероцеркоида в возрасте 52 дней и в опыте № 8 из восьми скормленных рыбе процеркоидов развились четыре плероцеркоида в возрасте 57 дней. У остальных трех контрольных девятииглых колюшек, погибших на 4—8-й день после заражения, плероцеркоиды найдены не были. Однако, в опыте № 30 (см. табл. 2) они могли быть пропущены потому, что рыба, выпрыгнувшая ночью из аквариума, ко времени вскрытия оказалась разложившейся.

Контрольные опыты обеих серий (см. табл. 1 и 2), давшие положительные результаты, убедительно показали, что применяемая нами методика по заражению рыб плероцеркоидами Schistocephalus вполне отвечает необходимым условиям поставленного нами эксперимента, а следовательно, отрицательные результаты, полученные в более многочисленных основных опытах по перекрестному заражению обоих видов колюшек различными формами Schistocephalus, являются не случайными и закономерно связаны со специфическими морфо-физиологическими особенностями различных видов плероцеркоидов и невозможностью их развития в не свойственных им хозяевах.

Видовой состав ремнецов рода Schistocephalus

Морфологическое изучение плероцеркоидов и результаты приведенных опытов приводят нас к выводу, что принимавшийся ранее за один вид Sch. solidus (Müller, 1776), паразитирующий в полости тела различных колюшек, некоторых бычков и гольцов (Cooper, 1948; Дубинина, 1957 б), на самом деле является сборным видом.

На основании настоящего исследования по морфологическим признакам (количество члеников в стробиле) и биологическим особенностям цикла Sch. solidus (s. lat.) должен быть разделен по крайней мере на три вида.

1. Schistocephalus solidus (Müller, 1776) (s. str.), цикл развития которого на фазе плероцеркоида проходит в трехиглой колюшке (Casterosteus aculeatus) и, возможно, в некоторых бычках (Cottus gobio и C. kaganowskii); количество члеников в стробиле колеблется от 80 до 150 (в бычках от 95 до 175).

2. Sch. pungitii sp. n., цикл развития которого на фазе плероцеркоида протекает в полости тела девятииглой колюшки (Pungitius pungitius); количество члеников в стробиле — от 65 до 95.

3. Sch. nemachili sp. n., цикл развития которого на фазе плероцеркоида проходит в гольцах (Nemachilus crassus); количество члеников в стробиле — более 200.

В пользу самостоятельного существования видов Sch. solidus (s. str) и Sch. pungitii sp. n., кроме указанных выше морфологических особенностей и экспериментального доказательства невозможности развития плероцеркоидов этих видов в не свойственных им видах рыб, говорят также полученные в контрольных опытах сравнительные материалы по темпам развития их плероцеркоидов до инвазионного состояния.

Плероцеркоиды Sch. solidus (s. str.) в свойственном им хозяине — трехиглой колюшке развиваются медленнее и инвазионного состояния

достигают значительно позже, чем плероцеркоиды Sch. pungitii sp. n. в специфичном для них хозяине — девятииглой колюшке. Так, у плероцеркоидов Sch. pungitii sp. n. уже на 57-е сутки развития их в рыбе обнаруживаются вполне законченное расчленение стробилы и полное развитие половой системы (вплоть до появления половых пор), у плероцеркоидов Sch. solidus (s. str.) даже на 72—75-е сутки развития в рыбе расчленение стробилы оказывается не законченным на ее концах (см. рис. 4, *А*), а половая система слабо развитой; отсутствуют даже семенники, которые обычно развиваются раньше всех остальных половых желез. Инвазионного состояния плероцеркоиды Sch. pungitii sp. n. достигают на 57-й день развития их в рыбе, а плероцеркоиды Sch. solidus (s. str) даже на 112—114-е сутки развития оказываются еще не инвазионными (Дубинина, 1957 б).

Проведенное исследование полных жизненных циклов Sch. solidus (s. str.) и Sch. pungitii sp. n. показало, что развитие у обоих видов на всех сходных фазах цикла, кроме фазы плероцеркоида, протекает в одних и тех же условиях среды (свободно в воде или в одних и тех же видах хозяев) и в зависимости от температуры одинаково изменяется во времени. Так, взрослая фаза у обоих видов занимает короткий срок и может протекать во многих теплокровных животных (птицах и млекопитающих), заглатывающих плероцеркоидов целиком, а экспериментально и в искусственной среде (в растворе Рингера при температуре 37—41°). Яйца и корацидии этих видов морфологически сходны и при определенной температуре воды развитие их у обоих видов занимает одинаковый срок. Фаза процеркоида у обоих видов Schistocephalus протекает в одних и тех же видах циклопов и занимает также одинаковое время, изменяющееся в зависимости от температуры воды, в которой находятся циклопы. Только на фазе плероцеркоида, характеризующейся органогенезом половой системы, ростом и расчленением червей, эти два вида развиваются в определенных специфических условиях различных видов и родов хозяев: Sch. solidus (s. str.) — в полости тела трехиглой колюшки, а S. pungitii sp. n. — в девятииглой колюшке. При этом развитие плероцеркоида до инвазионного состояния у Sch. pungitii sp. n. требует меньше времени, чем у Sch. solidus (s. str.).

Касаясь наименования указанных видов, необходимо отметить, что первоначальное название Sch. solidus (Müller, 1776) по правилу приоритета должно быть сохранено за тем видом Schistocephalus, цикл развития которого идет через трехиглую колюшку, так как название этого вида автором дано для плероцеркоидов из трехиглых колюшек.

Плероцеркоиды рода Schistocephalus в девятииглой колюшке были найдены значительно позже и без специального описания причислены к Sch. solidus (Müller, 1776).

Основываясь на результатах проведенного исследования и выделяя из сборного вида S. solidus самостоятельный новый вид — Sch. pungitii sp. n., мы хотим его названием подчеркнуть характерную биологическую особенность — специфическую приуроченность ко второму промежуточному хозяину — Pungitius pungitius.

Второй новый вид — Sch. nemachili назван нами по родовому названию специфичного ему второго промежуточного хозяина — Nemachilus crassus, в котором П. П. Козловым были обнаружены плероцеркоиды этого ремнеца (Дубинина, 1957 б). Хотя мы и не располагаем большим материалом по этому виду и не имеем экспериментальных данных об особенностях его жизненного цикла, основываясь на важном морфологическом признаке — количестве члеников в стробиле, по которому плероцеркоиды из гольца резко отличаются от всех остальных плероцеркоидов рода Schistocephalus, паразитирующих в колюшках и бычках, считаем его самостоятельным видом.

Что касается видового состава Schistocephalus, паразитирующих на фазе плероцеркоида в различных бычках, то из-за отсутствия достаточного материала и резких морфологических признаков, отличающих их от плероцеркоидов Sch. solidus (s. str.), считаем решение этого вопроса преждевременным. Сейчас можно только предположить, что плероцеркоиды из бычков (Cottus gobio и C. kaganowskii), возможно, относятся к Sch. solidus (s. str.).

Ниже мы даем диагноз семейства Ligulidae и приводим описания всех трех видов Schistocephalus, основанные на изучении собственных материалов по плероцеркоидам, собранным из трехиглых, девятииглых колюшек и гольцов, и по взрослым червям, экспериментально полученным из плероцеркоидов Sch. solidus (s. str.), и Sch. pungitii sp. n. в кишечнике домашних уток, голубей и врановых птиц. Учтены также материалы по взрослым червям, собранные при естественном заражении некоторых птиц.

СЕМЕЙСТВО **LIGULIDAE** M. DUBININA FAM. N.— **РЕМНЕЦЫ**

Ligulinae Lühe, 1899; Ligulidae (Lühe, 1899) у М. Дубининой, 1957б

Диагноз. Pseudophyllidea, достигающие 20—1000 *мм* и более длины и 3—15 *мм* ширины. Резко отграниченного сколекса нет. Его функцию несет первый «членик» стробилы, на котором находится щелевидное терминальное углубление, переходящее в виде двух неглубоких желобков — ботриев на вентральную и дорсальную его стороны.

Тело мускулистое, ремневидное. Наружное расчленение стробилы ложное и частичное (роды Ligula и Digramma), но может быть настоящим и полным (род Schistocephalus). Зона роста в виде «шейки» сколекса отсутствует: рост осуществляется от средней части стробилы к обоим концам и в основном происходит на фазе плероцеркоида. Половые органы многочисленные; отдельные комплексы их располагаются друг за другом в один, реже — в два ряда, вдоль всей стробилы. Половые поры открываются по средней линии вентральной стороны стробилы. Более развитые половые железы находятся в средней части стробилы. Выделительная система представлена продольными латеральными сосудами, соединенными между собой сосудистой сетью. Обычных поперечных комиссур, соединяющих продольные выделительные сосуды в каждом членике стробилы, как у типичных членистых цестод, у ремнецов нет. Мышечные волокна имеют характерное «трубчатое» строение; сократительные элементы в волокне сосредоточены на периферии, а центральная часть свободна от них. Яйца овальные с крышечкой. Скорлупа яиц толстая.

Цикл развития состоит из пяти жизненных фаз и происходит со сменой трех хозяев. Развитие из яиц корацидиев происходит свободно в воде, фаза процеркоида — в веслоногих рачках (Cyclopoida и Calanoida), плероцеркоида — в полости тела рыб и фаза взрослых червей — в кишечнике рыбоядных птиц.

Основной рост и органогенез половой системы (а иногда и расчленение стробилы) происходят на фазе плероцеркоида, в связи с чем инвазионные плероцеркоиды, кроме отсутствия яиц, морфологически мало чем отличаются от взрослых червей.

В семейство входят три рода: Ligula Bloch., 1782 (типичный род); Digramma Cholodkowsky, 1914 и Schistocephalus Creplin, 1829.

Род. **Schistocephalus** Creplin, 1829

Ремнецы с ясно выраженной членистостью стробилы уже на фазе плероцеркоида. Форма стробилы удлиненно-овальная, несколько сужающаяся к заднему концу. Наружное расчленение ее строго соответствует внутреннему расположению многочисленных, лежащих друг за другом в

один ряд половых комплексов. Половые поры в членике располагаются по углам прямоугольного треугольника; отверстия сумки цирруса и вагины располагаются одно за другим по средней линии вентральной стороны членика, а отверстие матки, неправильно чередуясь в разных члениках,— с одной или другой стороны от отверстия вагины (см. рис. 6). Тело покрыто толстой кутикулой, за которой следует субкутикулярный слой. Мускулатура кожно-мускульного мешка, кроме дорсо-вентральных волокон,



Рис. 2. Строение мужской половой системы у плероцеркоидов Schistocephalus (Sch. solidus s. str.) — поперечный срез

1 — кутикула, *2* — субкутикулярный слой, *3* — слои поперечных мышц, *4* — слои продольных мышц, *5* — дорсо-вентральные мышечные волокна, *6* — желточные фолликулы, *7* — семенники, *8* — семяпровод, *9* — семенной пузырек, *10* — сумка цирруса

представлена тремя слоями поперечных и правильно чередующимися с ними двумя мощными слоями продольных мышц (рис. 2 и 3). Желточные фолликулы лежат не непосредственно под субкутикулярным слоем, как у родов Ligula и Digramma, а между наружным продольным и средним поперечным слоями мышц (см. рис. 2 и 3). Они располагаются одним равномерным слоем со всех сторон стробилы, за исключением нескольких первых члеников.

Семенники, находящиеся в средней части паренхимы, ближе к дорсальной стороне (см. рис. 2 и 3), также одним равномерным слоем проходят по всей длине стробилы, начинаясь несколько отступя от переднего конца и прерываясь по средней линии у каждого полового комплекса (см. рис. 6). Половые комплексы, развивающиеся уже на фазе плероцеркоида в каждом членике стробилы, кроме нескольких первых, состоят из яичника, женских и мужских половых протоков и цирруса. Мужские половые протоки представлены семяпроводом, семенным пузырьком и семеизвергательным каналом. Последний проходит через циррус, лежащий в мускулистом мешке — сумке цирруса (см. рис. 2). Яичники симметричные, двукрылые, имеют сетчатое строение и располагаются в средней части паренхимы ближе к вентральной стороне (см. рис. 3, *8*). Женские

половые протоки начинаются вагиной, идущей от вентральной стороны членика в глубь паренхимы. Вагина расширяется в семеприемник, который коротким протоком открывается в среднюю часть яйцевода (см. рис. 3). Яйцевод отходит от середины суженной части яичника, начинаясь небольшим вздутием, напоминающим воронку. На некотором расстоянии после места впадения в него семеприемника яйцевод проходит через большой желточный резервуар, в который открываются ясно видные уже у плеро-

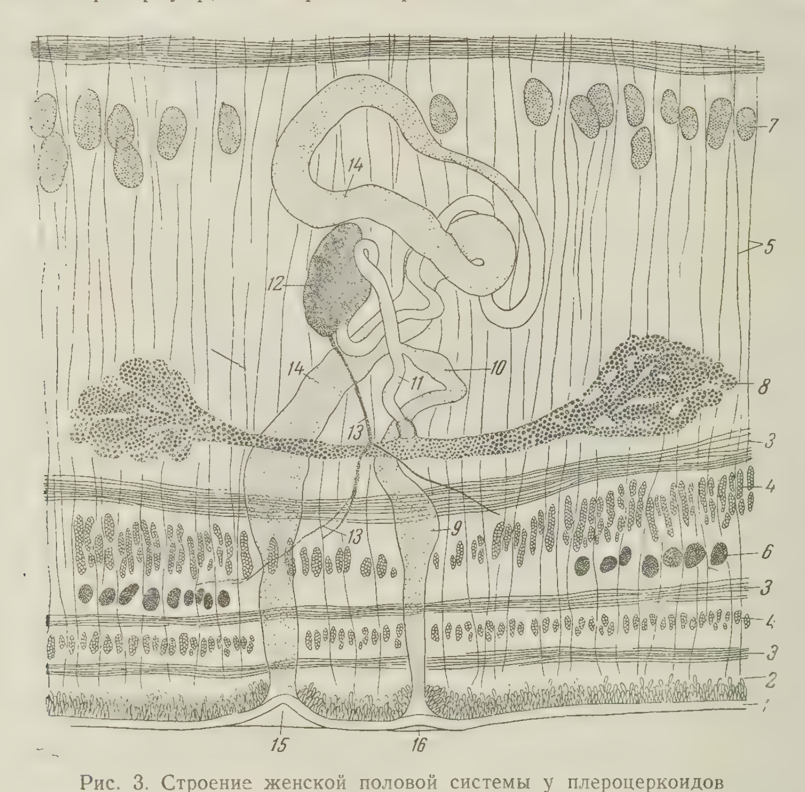


Рис. 3. Строение женской половой системы у плероцеркоидов Schistocephalus (Sch. solidus s. str.) — поперечный срез

1 — кутикула, *2* — субкутикулярный слой, *3* — слои поперечных мышц, *4* — слои продольных мышц, *5* — дорсо-вентральные мышечные волокна, *6* — желточные фолликулы, *7* — семенники, *8* — яичник, *9* — вагина, *10* — семеприемник, *11* — яйцевод, *12* — желточный резервуар, *13* — желточные протоки, *14* — матка, *15* — отверстие матки, *16* — отверстие вагины

церкоида желточные протоки (см. рис. 3, *13*). Несколько дальше яйцевод, расширяясь, переходит в матку, которая, делая в паренхиме несколько петель, проходит к вентральной стороне членика и открывается рядом с отверстием вагины (см. рис. 3).

Взрослые черви — малоспецифичные паразиты и могут встречаться в кишечнике у многих видов птиц, главным образом, рыбоядных.

Плероцеркоиды — узкоспецифичные паразиты, развиваются в полости тела колюшек (семейство Gasterosteidae), некоторых бычков (семейство Cottidae и Cottocomephoridae) и гольцов (семейство Cobitidae, род Nemachilus).

Типичный вид: Schistocephalus solidus (Müller, 1776) (s. str.).

1. Schistocephalus solidus (Müller, 1776) (s. str.)

Синонимы: Taenia solida Müller, 1776; T. gasterostei Müller, 1780; T. acutissima Pallas, 1781; Rhytis solida Zeder, 1800; Bothriocephalus solidus Rudolphi, 1810; Schistocephalus dimorphus Zschokke, 1896.

Взрослые черви — в кишечнике многих рыбоядных птиц из отряда чайковых (Lariformes), гусиных (Anseriformes) аистообразных (Ciconiiformes) и др. Экспериментально развитие получено также в кишечнике куриных (Galliformes), голубей (Columbiformes), воробьиных (Passeriformes), птиц и у домашней кошки.

Плероцеркоиды — в полости тела трехиглой колюшки (Gasterosteus aculeatus L.) и, возможно, в некоторых бычках (Cottus gobio L., C. kaganowskii Berg и др.).

Размеры взрослых червей и зрелых плероцеркоидов колеблются от 21 до 76 *мм* длины и 5—11 *мм* ширины, однако чаще встречаются особи 32—52 *мм* длины и 7—8 *мм* максимальной ширины (вынутые из кишечника птиц и помещенные в воду черви при расслаблении мускулатуры удлиняются в 2—3 раза).

Стробилы червей уже на фазе плероцеркоида полностью расчленены на 79—148 (чаще 110—120) члеников (см. рис. 1). Половые комплексы располагаются в один продольный ряд: каждому членику, начиная с 12—14-го (реже с 11—18-го) от переднего конца и до предпоследнего в стробиле, соответствует один половой комплекс. Более зрелые половые комплексы находятся в члениках средней части стробилы, так что половые комплексы передних и задних ее члеников оказываются самыми молодыми и яйца в их матках появляются последними.

Размеры яиц, по нашим данным следующие: 0,057—0,074 *мм* длины и 0,040—0,049 *мм* ширины. Кроме морфологических особенностей и узкой специализации плероцеркоида ко второму промежуточному хозяину — рыбе, вид этот характеризуется определенными, свойственными ему сроками развития плероцеркоида.

Последовательное развитие плероцеркоидов Sch. solidus.[2] Развитие плероцеркоида из проникшего в полость тела колюшки инвазионного процеркоида начинается с роста всего тела червя. Одновременно у молодых плероцеркоидов, достигших 5—6 *мм* длины, в средней части тела появляются первые поперечные бороздки, образующие членики. Затем расчленение постепенно распространяется от середины стробилы к переднему и заднему ее концам. Несколько позже в средних члениках стробилы, в центральной паренхиме образуются скопления ядер — зачатки будущих половых комплексов. Образование последних идет вслед за расчленением стробилы от средней ее части к переднему и заднему концам.

Плероцеркоиды в возрасте 72—75 дней (табл. 1, опыт № 53—0), достигают 10—12 *мм* длины и 2,2—2,5 *мм* максимальной ширины. Расчленение их стробилы в этом возрасте почти заканчивается (рис. 4, *A*); остается нерасчлененной только незначительная часть переднего и заднего концов, хотя члеников в стробиле оказывается уже 112 и 115 (исходным материалом были яйца из червей со 112, 116 и 125 члениками). Зачатки половых комплексов и семенников представлены у них небольшими скоплениями ядер (рис. 4, *A*)[3].

Дальнейшее развитие плероцеркоидов сводится к органогенезу половых желез и формированию половых протоков. Из половых желез первыми закладываются и развиваются семенники, затем — желточники и последними — яичники. Одновременно с этим в половых комплексах происходит формирование протоков мужской и женской половой системы.

---

[2] Материалом послужили плероцеркоиды разного возраста, собранные из естественно зараженных трехиглых колюшек и экспериментально развившиеся у рыб этого вида в первой серии контрольных опытов (табл. 1).

[3] При содержании такого червя в растворе Рингера в термостате при температуре 41° через трое суток у плероцеркоида заканчивается процесс расчленения стробилы и происходит более четкое отграничение семенников и половых комплексов; появляются также зачатки желточников.

Плероцеркоиды в возрасте 112—114 дней (табл. 1, опыт № 52—0) достигают 19—21 *мм* длины и 4,1—4,3 *мм* максимальной ширины. Стробилы их полностью расчленены на 95, 96 и 101 членик (исходным материалом были яйца из червей с 96 члениками). Половые железы и их протоки в средней части этих стробил вполне развиты, однако в передних и

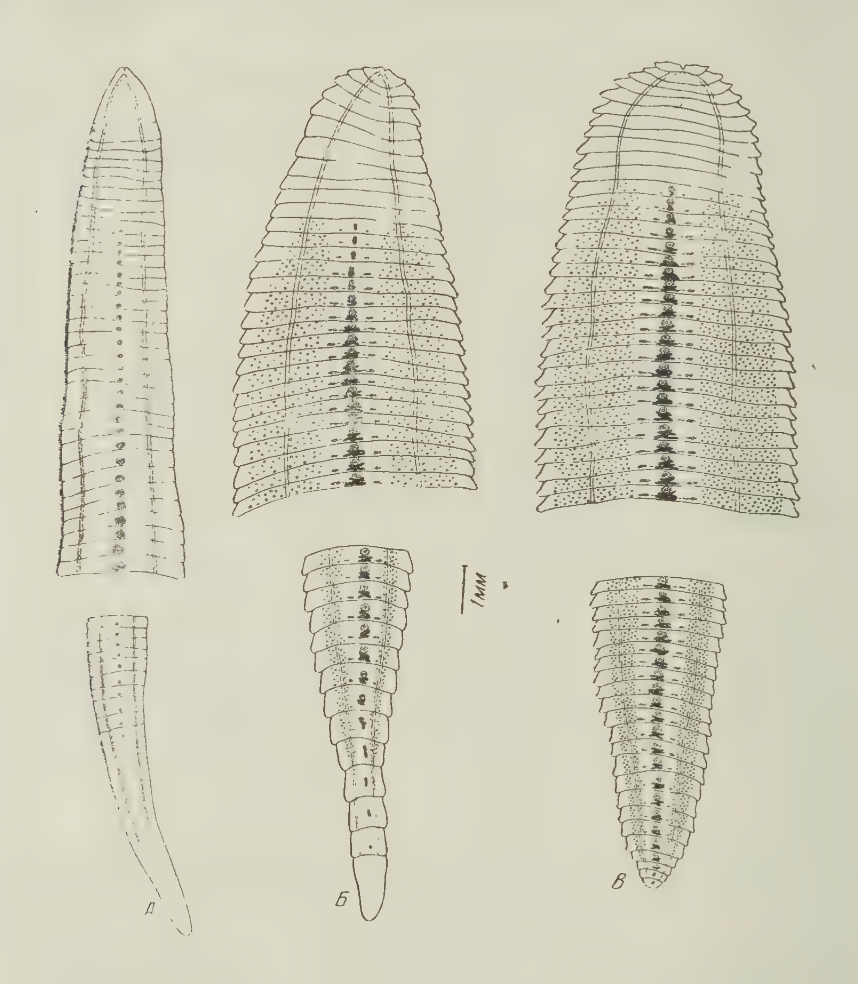


Рис. 4. Последовательное развитие плероцеркоидов Sch. solidus (s. str.). в полости тела трехиглой колюшки

А — на 72-й день, *Б* — на 112—114-й день, *В* — на 145-й день (рисунки сделаны при одинаковом увеличении)

задних члениках процесс формирования половых протоков оказывается еще не законченным (рис. 4, *Б*). При скармливании двух таких плероцеркоидов утке черви в кишечнике птицы не развились; возможно, что по степени развития они еще не достигли инвазионного состояния и были переварены птицей.

Плероцеркоиды в возрасте 145 дней (табл. 1, опыт № 50—0) достигали 2,0—2,2 *мм* длины и 4,9—5,0 *мм* максимальной ширины. Стробилы их содержали 94 и 101 членик. Вполне развитые половые железы и их протоки находились во всех члениках стробилы, кроме нескольких первых и трех последних (рис. 4, *В*).

Плероцеркоиды в возрасте 177 дней (табл. 1, опыт № 50—0) по степени развития половой системы почти не отличаются от плероцеркоидов в возрасте 145 дней, но имеют больший размер. Их стробилы достигают 22—26 *мм* длины и 5,0—5,4 *мм* ширины. Количество члеников в стробиле 90—100, т. е. почти не увеличивается по сравнению с плероцеркоидами в возрасте 145 дней. Из этого можно заключить, что рост плероцеркоидов, находящихся в полости тела рыб, не прекращается даже тогда, когда плероцеркоиды достигают полного развития, но так как он осуществляется по всей стробиле, удлинение последней происходит главным образом не за счет увеличения количества члеников, а за счет их роста. Образование новых члеников на заднем конце плероцеркоида наблюдается, но оно происходит очень медленно.

Плероцеркоиды в возрасте 177 дней достигают инвазионного состояния и при скармливании их птице развиваются во взрослых червей (из трех плероцеркоидов этого возраста, скормленных чайке, развился один).

2. Schistocephalus pungitii M. Dubinina sp. n.

Синоним: Schistocephalus solidus (Müller, 177), part.

Взрослые черви — в кишечнике многих рыбоядных птиц из отряда чайковых (Lariformes), гусиных (Anseriformes), гагаровых (Colymbiformes), куликов (Charadriiformes) и др. Экспериментально развитие получено также у воробьиных птиц (Passeriformes).

Плероцеркоиды — в полости тела девятииглой колюшки (Pungitius pungitius).

Размеры взрослых червей, так же, как и их инвазионных плероцеркоидов, достигают 18—37 *мм* длины и 4—9 *мм* наибольшей ширины, чаще встречаются особи 23—33 *мм* длины и 5—7 *мм* ширины. В стробилах взрослых червей и их плероцеркоидов 62—92 членика, но чаще члеников в стробиле 75—80 (см. рис. 1).

Бросается в глаза, что черви этого вида в среднем значительно мельче Sch. solidus (s. str.), а вместе с тем и члеников в их стробилах всегда меньше, чем у последнего вида. Однако проведенное исследование показывает, что количество члеников в стробиле совсем не связано с ее величиной и в одинаковых по размеру стробилах разных видов содержится различное количество члеников, характерное для данного вида Schistocephalus (табл. 3).

Таблица 3

Количество члеников в стробилах одного размера Sch. solidus (s. str.) и Sch. pungitii sp. n.

Размеры в *мм*	Число члеников в стробиле: Sch. solidus (s. str.)	Число члеников в стробиле: Sch. pungitii sp. n.	Размеры в *мм*	Число члеников в стробиле: Sch. solidus	Число члеников в стробиле: Sch. pungitii sp. n.
21	62, 70, 73, 75	114	29	68, 69, 73, 74, 78, 80	—
22	70, 73	—	30	71, 72, 80, 81	119
23	65, 65, 66, 68, 69, 77	—	31	88	—
24	72, 77	—	32	73, 78, 81, 83	114, 126, 128
25	69, 71, 73, 77, 81, 81	—	33	66, 78, 85, 90	—
26	68, 73, 78, 83, 84, 84	130	34	78, 81	112
27	71, 73, 78, 80	114	35	78, 85	111
28	65, 68, 74, 77, 80, 81, 84	100	36	74	92, 101
			37	92	117

Передние половые комплексы у этого вида, несмотря на меньшие размеры стробилы, располагаются, как и у Sch. solidus (s. str.), начиная с 10—17-го членика, однако чаще передние половые комплексы начина-

ются с 13—15-го членика стробилы. Яйца, как и у Sch. solidus (s. str.) достигают 0,064—0,075 *мм* длины и 0,041—0,047 *мм* ширины. Как и предыдущий вид, Sch. pungitii sp. n. характеризуется определенными, свойственными ему сроками развития плероцеркоида до инвазионного состояния.

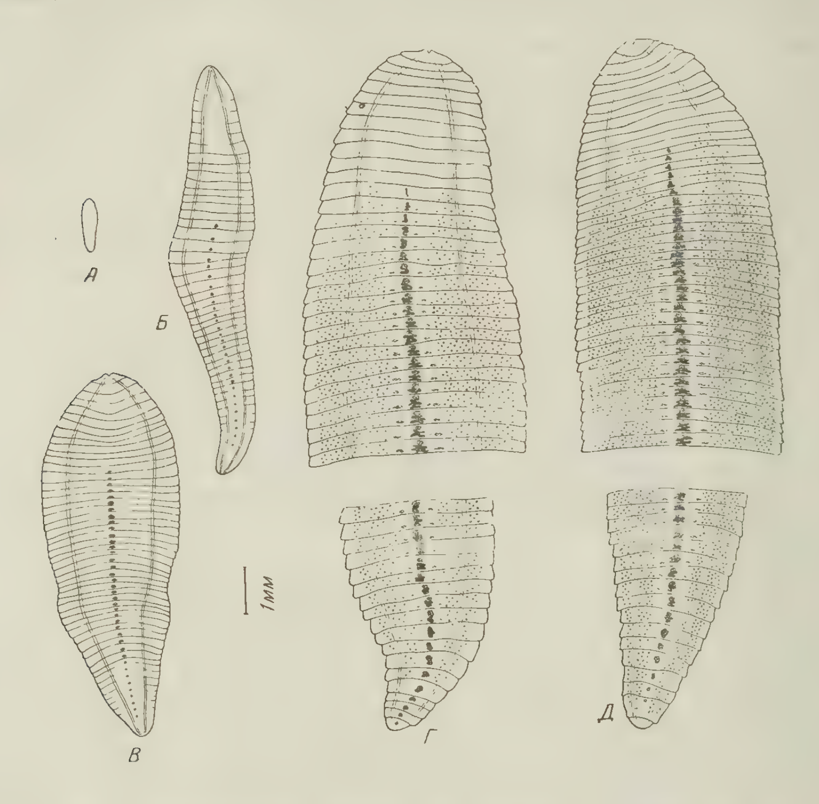


Рис. 5. Последовательное развитие плероцеркоидов Sch. pungitii sp. n. в полости тела девятииглой колюшки

А — на 9-й день, *Б* — на 30-й день, *В* — на 34—35-й день, *Г* — на 52-й день, *Д* — на 57-й день (рисунки сделаны при одинаковом увеличении)

Последовательное развитие плероцеркоидов Sch. pungitii sp. n.[4]. Развитие плероцеркоида, как и у предыдущего вида, начинается с роста всего тела. Рост осуществляется довольно быстро. Так, инвазионные процеркоиды, развивающиеся в полости тела Cyclops strenuus, Acanthocyclops gigas и Diaptomus gracilis, в зависимости от возраста и количества их в одном циклопе, достигают 0,13—0,48 *мм* длины и 0,04—0,13 *мм* ширины. В опыте № 11 (см. табл. 2) при скармливании девятииглой колюшке шести Cyclops strenuus с 10 такими процеркоидами (у одного циклопа находилось три процеркоида, у двух — по два процеркоида и у трех — по одному процеркоиду), последние на 9-й день пребывания в рыбе развились в 10 очень молодых плероцеркоидов (рис. 5, *А*), достигших следующих размеров (в *мм*): 0,38×0,14; 0,42×0,15; 0,42×0,15; 0,56×0,18; 0,58×0,17; 0,72×0,23; 0,73×0,19; 0,74×0,22; 0,75×0,21 и 0,95×0,25. Этот материал показывает, что

[4] Материалом послужили плероцеркоиды разного возраста, собранные из естественно зараженных девятииглых колюшек и экспериментально развившиеся у этого вида рыб в контрольных опытах второй серии (табл. 2).

развитие плероцеркоидов из одновременно проникших в полость тела рыбы процеркоидов идет не одинаково. Это, вероятно, связано с состоянием исходных процеркоидов и условиями их развития в различных экземплярах и видах циклопов. В данном случае, в опыте № 11, где все исходные процеркоиды развивались в одном виде циклопа (C. strenuus), различая в размерах молодых плероцеркоидов, полученных на 9-й день их развития в рыбе, можно объяснить лишь тем, что из более мелких (а возможно, и угнетенных) процеркоидов, развивавшихся в циклопах по 2 и 3 экз. соответственно выросли и меньшего размера плероцеркоиды, а из более крупных процеркоидов, развивавшихся в циклопах по одному, выросли и более крупные плероцеркоиды.

В результате различных условий развития на предыдущей фазе — процеркоида последние, достигая инвазионного состояния, оказываются потенциально не одинаковыми, что и проявляется в их развитии на следующей фазе плероцеркоида. Эти различия в развитии плероцеркоидов, попавших в полость тела одной рыбы одновременно, сказываются в дальнейшем, не только на росте червей, но и на сроках их морфо-физиологического созревания (появлении членистости, половых желез и их протоков) до инвазионного состояния. Так, в опыте № 7 (см. табл. 2) на 30-й день развития в рыбе плероцеркоиды достигали 7 и 9 *мм* длины при 1,1—1,3 *мм* ширины и оба имели четкое, но чаще не законченное на концах расчленение стробилы; половые комплексы у них были представлены слабо развитыми половыми зачатками (см. рис. 5, *Б*). Вместе с этим в опыте № 14 (см. табл. 2), на 34—35-й день развития в рыбе два из трех плероцеркоидов достигли 8 *мм* длины при 2,0—2,6 *мм* ширины и имели почти полностью расчлененные стробилы (кроме заднего конца) с зачатками половых комплексов (рис. 5, *В*), а третий плероцеркоид достиг только 5 *мм* длины при 1,3 *мм* ширины и стробила его оказалась расчлененной только в средней части, при этом менее четкой, чем у плероцеркоидов в предыдущем опыте на 30-й день развития.

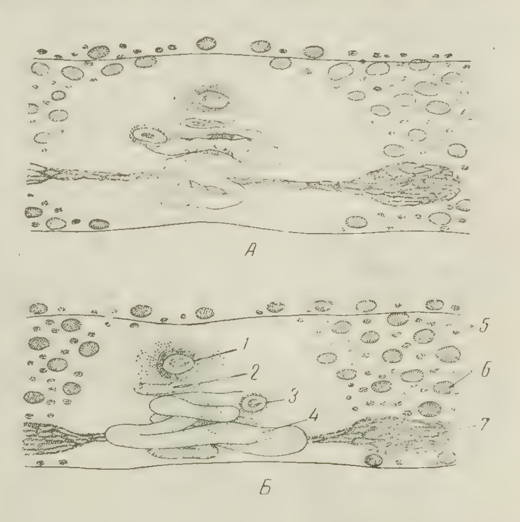


Рис. 6. Степень развития половых желез и их протоков у плероцеркоидов Sch. pungitii sp. n. в полости тела девятииглой колюшки

А — на 52-й день, *Б* — на 57-й день: *1* — отверстие сумки цирруса, *2* — отверстие вагины, *3* — отверстие матки, *4* — матка, *5* — желточные фолликулы, *6* — семенники, *7* — яичник

Далее, в опыте № 26 (см. табл. 2), где девятииглой колюшке был скормлен только один циклоп (Macrocyclops albidus) с двумя инвазионными процеркоидами, последние на 52-й день после заражения рыбы развились в двух одинаковых по степени развития плероцеркоидов, достигающих 19,2 и 19,8 *мм* длины 4,8 и 4,9 *мм* ширины. Стробилы их были полностью расчленены (рис. 5, *Г*) и имели 61 и 68 члеников (исходный материал — яйца из червя с 83 члениками); в последних находились вполне развитые половые железы (семенники, желточники и яичники) и почти сформированные половые протоки (рис. 6, *А*). Наконец, в опыте № 8 (табл. 2) у колюшки на 57-й день после заражения было обнаружено четыре плероцеркоида, достигших 13,5, 13,5, 15,0 и 18,0 *мм* длины и 3,5, 4,0, 4,0 и 4,2 *мм* максимальной ширины (стробилы сильно сжаты). Стро-

билы их содержали 71, 79, 90 и 79 члеников (исходный материал — яйца из червя с 90 члениками) и имели вполне развитые половые железы (рис. 5, *Д*). Что касается половых протоков, то формирование их полностью закончилось лишь у одного более крупного экземпляра (рис. 6, *Б*); у трех остальных плероцеркоидов степень развития половых протоков сходна с таковой у плероцеркоидов на 52-й день развития в рыбе (рис. 6, *А*). Можно предположить, что в данном опыте более крупный и зрелый плероцеркоид развился из процеркоида, находившегося в циклопе в единственном числе, а три отстающие от него в своем развитии — из процеркоидов, находившихся в одном циклопе по нескольку экземпляров.

Сравнивая степень развития крупного плероцеркоида Sch. pungitii из опыта № 8 со степенью развития инвазионных плероцеркоидов Sch. solidus, полученных экспериментально на 145-й и 177-й день развития в рыбе (см. табл. 1), можно предположить, что плероцеркоиды этого вида на 57-й день развития их в рыбе достигают инвазионного состояния и при скармливании их птице могут развиться во взрослых червей. Это находит подтверждение и в том, что подобные по степени развития и размерам плероцеркоиды, взятые из естественно зараженных девятииглых колюшек, при скармливании их птицам почти во всех случаях развиваются во взрослых червей.

На основании проведенных опытов приходим к выводу, что развитие плероцеркоидов Sch. pungitii идет в той же последовательности, как и у плероцеркоидов Sch. solidus (s. str.), но сроки развития у этого вида сильно сокращаются и инвазионного состояния плероцеркоиды достигают значительно быстрее, чем плероцеркоиды Sch. solidus.

Вновь описываемый вид Sch. pungitii, несмотря на большое морфологическое сходство с Sch. solidus (s. str.), отличается от него меньшим количеством члеников в стробиле, строгой приуроченностью на фазе плероцеркоида к другому промежуточному хозяину и более быстрым развитием плероцеркоида до инвазионного состояния.

3. Schistocephalus nemachili Dubinina sp. n.

Взрослые черви. Один экземпляр обнаружен в кишечнике большого крохаля (Mergus merganser L.) в Якутии. Можно предположить, что этот вид, как и предыдущие два, развивается в кишечнике у многих рыбоядных птиц.

Плероцеркоиды — в полости тела гольца (Nemachilus crassus Nik.) из оз. Алык-Нор (Китай) — 2 экз.

Взрослые черви и зрелые плероцеркоиды достигают 50—90 *мм* длины и 5,0—6,5 *мм* максимальной ширины. Стробила их разделена на 228—235 и более члеников. Передние половые комплексы располагаются, начиная с 12—14-го членика. Половые железы и их протоки имеют типичное для рода Schistocephalus расположение. Матка у взрослых червей дает многочисленные петли, занимающие всю среднюю часть кишечника.

Яйца достигают 0,058—0,067 *мм* длины и 0,039—0,044 *мм* ширины.

Вновь описываемый вид Sch. nemachili, несмотря на большое морфологическое сходство с Sch. solidus (s. str.) и Sch. pungitii sp. n., отличается от них значительно большим количеством члеников в стробиле и приуроченностью фазы плероцеркоида к другому промежуточному хозяину — гольцу рода Nemachilus.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценивая значение отдельных фаз жизненного цикла представителей семейства Ligulidae и в частности рода Schistocephalus, приходим к заключению, что фаза плероцеркоида является основной в онтогенети-

ческом развитии паразита, так как на ней складываются почти все морфо-физиологические особенности взрослого червя. Вместе с тем и по времени она занимает бо́льшую часть цикла; для развития плероцеркоида до инвазионного состояния требуется несколько месяцев и паразит на этой стадии может существовать более года, между тем как на фазе взрослого червя развитие до полного полового созревания (появления яиц) проходит за 30 час. и черви находятся в кишечнике окончательного хозяина не более 4—5 дней.

У Ligulidae, по сравнению с большинством других цестод, основные морфо-физиологические процессы с фазы взрослого червя как бы сдвигаются на фазу плероцеркоида. В связи с этим существенно изменяются и характер этих процессов и значение отдельных систематических признаков, которые складываются на фазе личинки, но являются характерными признаками вида и во взрослом состоянии.

Как известно, у настоящих членистых цестод процесс роста, происходящий в кишечнике окончательного хозяина, идет параллельно с процессом последовательного образования отдельных члеников, из которых постепенно складывается стробила взрослого червя; одновременно в члениках формируются половые зачатки и начинается органогенез половой системы. Таким образом, здесь процессы роста, образования стробилы и полового созревания взрослого червя идут одновременно, и откладка яиц у них начинается обычно раньше, чем стробила достигает своего окончательного размера. Естественно, что при этом количество члеников, а соответственно и половых комплексов в стробиле (исключая виды, тело которых состоит всего из нескольких члеников), не является постоянным видовым признаком и может сильно изменяться в зависимости от условий среды — кишечника хозяина.

Совсем другое значение приобретают эти признаки у представителей семейства Ligulidae, в частности у рода Schistocephalus, у которых они формируются на личиночной фазе, протекающей в более стабильной среде — полости тела промежуточного хозяина (рыб), чем открытая среда кишечника их окончательного хозяина (птиц). Здесь, как было показано выше (см. последовательное развитие плероцеркоидов), процессу расчленения стробилы предшествует ее рост, который не сосредоточен в определенной «зоне роста» стробилы, а осуществляется по всему телу, как и у обычных плероцеркоидов других Cestoda.

Расчленение стробилы начинается со средней ее части и довольно быстро продвигается по направлению к переднему и заднему концам (рис. 5). При этом членики образуются не по одному, а сразу целыми группами. Вслед за этим и в том же порядке идет процесс формирования половых зачатков в члениках и их органогенез. Процесс расчленения стробилы заканчивается сравнительно быстро и уже сразу количество члеников в ней оказывается близким числу, свойственному данному виду во взрослом состоянии. По мере дальнейшего роста плероцеркоиды увеличиваются в размерах, насколько это позволяет им объем полости тела хозяина (рыбы), однако количество члеников в их стробиле увеличивается лишь незначительно за счет образования единичных члеников на заднем конце.

Таким образом, процессы роста и расчленения стробилы, происходящие у представителей рода Schistocephalus на фазе плероцеркоида, идут в другой последовательности и принципиально иначе, чем у всех других цестод. Вместе с тем и количество члеников, образующихся таким путем в стробиле плероцеркоида, варьирует лишь в небольших пределах и является наследственно закрепленным признаком вида.

Рассматривая цикл развития ремнецов в эволюционном аспекте, усложнение фазы плероцеркоида мы расцениваем как вторичное явление, имеющее большое значение в видообразовании ремнецов.

Удлинение времени пребывания плероцеркоида в рыбе, а вместе с тем и усложнение его развития на этой фазе, могло произойти из-за трудностей, часто возникающих при связях между вторыми промежуточными хозяевами — рыбами, постоянно живущими в определенных водоемах, и окончательными хозяевами — перелетными рыбоядными птицами, совершающими ежегодные миграции и находящимися на отдельных водоемах случайно и сравнительно короткий срок. Это усугублялось еще и тем, что тогда, когда развитие фазы взрослого червя в окончательном хозяине было более сложным, ремнецы на этой фазе были, вероятно, специфичными паразитами и круг их окончательных хозяев (перелетных птиц) был более узким, чем в настоящее время.

Удлинение фазы плероцеркоида в таких условиях несомненно являлось благоприятным приспособлением для сохранения вида, увеличивающим шансы попадания большого числа паразитов в окончательного хозяина и полного завершения ими жизненного цикла.

Это прогрессивное для вида направление эволюционного процесса и привело к смещению ряда важных этапов развития (рост и органогенез половой системы) с фазы взрослого червя на личиночную фазу плероцеркоида.

По мере увеличения длительности фазы плероцеркоида ремнецы, распространенные ранее среди многих рыб, под влиянием более длительного воздействия различных физиологических условий разных хозяев соответственно изменились, адаптируясь к конкретным специфическим условиям определенных групп хозяев. Это, вероятно, и привело ремнецов к первичной дивергенции на две крупные группы — одну, давшую впоследствии роды Ligula и Digramma, распространенные в основном среди карповых рыб (Cyprinidae) и другую, давшую род Schistocephalus, эволюционирующий дальше в пределах семейств колюшковых (Gasterosteidae) и бычковых (Cottidae и др.) рыб.

Наибольшие усложнения на фазе плероцеркоида произошли у представителей рода Schistocephalus, у которых даже процесс расчленения стробилы оказался возможным на фазе личинки, и последняя по степени развития половой системы (рис. 2 и 3) близка в настоящее время к состоянию неотении. Это крайнее усложнение процессов развития на фазе плероцеркоида и привело к образованию в пределах рода Schistocephalus отдельных морфологических адаптаций ремнецов, развивающихся только в определенных семействах (Gasterosteidae, Cottidae, Cobitidae) или родах (Gasterosteus, Pungitius, Cottus, Nemachilus и др.) рыб. С удлинением срока развития плероцеркоидов постепенно устанавливающаяся экологическая изоляция и явилась исходным моментом в возникновении различного направления естественного отбора для разных экологических групп плероцеркоидов, а вместе с этим и образования у них заметных расхождений в отдельных морфологических и физиологических признаках.

У представителей рода Schistocephalus в процессе естественного отбора, такими дивергирующими признаками (заметными для нас) оказались расчленение стробилы на определенное количество члеников и сроки развития плероцеркоидов до инвазионного состояния.

Прогрессирующее расхождение признаков в конечном итоге приводит к образованию самостоятельных, нескрещивающихся между собою видов (Дарвин 1859; Шмальгаузен, 1946), какими и являются в настоящее время Sch. solidus (s. str.), Sch. pungitii sp. n. и Sch. nemachili sp. n. В процессе эволюционного развития жизненные циклы этих ремнецов оказались тесно связанными с определенными родами и видами рыб, что в настоящее время уже является существенным систематическим признаком вида.

ЛИТЕРАТУРА

Дарвин Ч., 1939. Происхождение видов путем естественного отбора, Собр. соч., т. 3, Изд-во АН СССР.
Дубинина М. Н., 1950. Новые данные о морфологии и биологии представителей рода Ligula, Зоол. ж., т. XXIX, вып. 5.— 1953. Специфичность у ремнецов на разных фазах их жизненного цикла, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. XV.— 1955. Современное состояние изучения ремнецов фауны СССР, VIII совещ. по паразитол. проблемам, Тезисы докл., Изд-во АН СССР.— 1957. К вопросу о специфичности у представителей сем. Diphyllobothriidae Lühe, 1910.— 1957а. Современное состояние изучения ремнецов фауны СССР, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. XVII.— 1957б. Экспериментальное исследование цикла развития Schistocephalus solidus (Cestoda: Pseudophyllidea), Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 11.— 1959. Новый вид ремнеца — Ligula pavlovskii sp., n. из звездчатой пуголовки — Benthophilus stellatus Sauvage (Gobiidae), Зоол. ж., т. XXXVIII, вып. 3.
Морозова М. Е., 1955. Биология ранних фаз развития лентеца широкого в условиях Карело-Финской ССР, Автореф. канд. дисс. Изд. Ленингр. гос. ун-та.
Шмальгаузен И. И., 1946. Проблемы дарвинизма, Изд-во «Сов. наука».
Cooper A. R., 1918. North American Pseudophyllidean Cestodes from Fish. Illin. Biolog. Monographs, vol. IV, No 4.
Hopkins C. A. and Smyth J. D., 1951. Notes on the morphology and life history of Schistocephalus solidus (Cestoda, Diphyllobothriidae), Parasitology, vol. 41, No. 3—4.
Smyth J. D., 1950. Studies on tapeworm physiology. V. Further observations on the maturation of Schistocephalus solidus (Diphyllobothriidae) under sterile conditions in vitro, J. Parasitol., 36.— 1953. Studies on tapeworm physiology. VI. Effect of temperature on the maturation in vitro of Schistocephalus solidus, J. Exptl. Biol., XXIX, No. 2.— 1954. Studies on tapeworm physiology. VIII. Fertilization of Schistocephalus solidus in vitro, Exptl. Parasitol., III, No. 1.

THE NATURAL SYSTEM OF THE GENUS SCHISTOCEPHALUS CREPLIN (CESTODA, LIGULIDAE)

M. N. DUBININA

Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

As a result of experimental and morphological investigations of life cycles and developmental phases of the representatives of the subfamily Ligulinae the latter are transferred to the rank of the family Ligulidae. The pleurocercoid phase of the worms of the genus Schistocephalus was experimentally shown to be highly specific and to be realized only under quite definite conditions of separate fish species.

It was established experimentally that the single species of this genus — S. solidus (Müller, 1776) which was known earlier was a heterogenic one. On the basis of its morphological characters and biological features of the development S. solidus (s. lat.) should be divided into three species as follows.

1. S. solidus (s. str.) with pleurocercoids developing in Gasterosteus aculeatus and probably in some Cottidae (Cottus gobio and C. kaganowskii): the number of proglottides in strobile varying from 80 to 150 (95 to 175 in Cottidae).

2. S. pungitii sp. nov. with pleurocercoids developing in Pungitius pungitius: and the number of proglottides varying from 65 to 95.

3. S. nemachili sp. nov. with pleurocercoids developing in Nemachilis crassus: and the number of proglottides exceeding 200.

Examining the cycle of development of Ligulidae in the evolutionary aspect the author expresses her view on the phylogeny of this family.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПРОЦЕСС ВИДООБРАЗОВАНИЯ У СРЕДНЕАЗИАТСКИХ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА ENIDAE

П. В. МАТЁКИН

Кафедра зоологии беспозвоночных Московского государственного университета

«Но в то время[1] я упустил из виду одну проблему, имеющую огромное значение... Проблема эта — тенденция органических существ, происходящих от одного и того же корня, расходиться — по мере того как они изменяются — в своих признаках... Решение это (т. е. этой проблемы — П. М.) как я полагаю состоит в том, что измененное потомство всех господствующих и количественно возрастающих форм имеет тенденцию приспособиться к многочисленным и чрезвычайно разнообразным местам в экономии природы».

Ч. Дарвин. Воспоминания о развитии моего ума и характера (автобиография) (1876—1881)[2].

ВВЕДЕНИЕ

Идет ли процесс образования видов путем отбора, наследования и распространения в популяциях случайно возникающих изменений или он протекает путем наследования функционально вырабатываемых организмом приспособительных форм изменчивости? В настоящее время два эти вопроса представляют собой альтернативу, но во времена Ч. Дарвина они быть может, и не были столь антагонистичными воззрениями на эволюционный процесс.

В том, что написано самим Ч. Дарвином, правда не всегда в достаточно разработанной форме, допускающей различные толкования его представлений о взаимоотношениях между внутренними и внешними причинами изменчивости, все же можно видеть дальнейшее развитие материалистического анализа процесса видообразования.

Однако дарвиновы «случайные изменения» в результате первых же успехов экспериментальной биологии на долгое время оказались в плену у чрезвычайно тонко разработанной концепции о мутационных генетико-автоматических процессах. Это привело к тому, что чарующая перспективой дальнейших исследований мысль Ч. Дарвина о том, что в происхождении изменений «природа организма» имеет большее значение, нежели «природа вызвавших их условий», искаженная механистическими представлениями о наследственности, превратилась в один из главных доводов против концепции, которая полагает, что природа организма не есть «вещь в себе», но сформировалась цепью последовательных адаптивных онтогенезов.

При рассмотрении процесса видообразования в аспекте каждой из двух сформулированных выше точек зрения наземные моллюски занима-

[1] Т. е. в 1844 г., в период написания первого очерка по «теории видов».
[2] Цитировано по изданию АН СССР, 1957, стр. 129.

ли место весьма излюбленных объектов исследования (Gulick, 1905; Grampton, 1932; Rensch, 1937; Bailey, 1956; Schilder, 1953; Welch, 1938). Они мало подвижны и в горных районах образуют длительно разобщенные популяции. Следует отметить, однако, что при всем обилии работ, посвященных анализу изменчивости наземных моллюсков, ни одна из выдвинутых концепций не получила ни достаточных, ни достоверных данных. Главная причина шаткости сделанных заключений состоит в том, что метод исследования был по преимуществу чисто конхиологическим и изменчивость раковины не сопоставлялась со строением и изменчивостью внутренних органов, в особенности со строением половой системы.

В нашем исследовании наземных моллюсков Средней Азии мы постарались избежать той ограниченности, которая связана с изучением одних лишь признаков раковины. Только применение анатомического метода сделало возможным рассмотрение отношения внутривидовой изменчивости к образованию видов. Кроме того, эта проблема встала перед нами в результате существенных изменений в старой конхиологической структуре семейства Enidae, которые нам с неизбежностью пришлось сделать и которых мы тут весьма кратко коснемся.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ENIDAE СРЕДНЕЙ АЗИИ

В итоге конхиологического этапа изучения Enidae Средней Азии для этой горной страны было установлено шесть родов семейства (Лихарев и Раммельмейер, 1952): Jaminia Risso, Turanena Lindh., Siraphorus Lindh., Sewertzowia Kob., Subzebrinus West., Pseudonapaeus West., объединявших 30 видов.

С одной стороны наличие этих родов, установленных по признакам раковины, придавало фауне энид высокую степень своеобразия так, как в эндемичных группировках, казалось, сосредоточена основная масса видов семейства. С другой стороны, род Subzebrinus связывал нашу фауну с фауной восточного Китая, а связь с Ираном, Малой Азией и Кавказом прослеживалась в основном лишь в западной части Средней Азии — Копетдаге, благодаря присутствию там видов рода Jaminia. Некоторое усиление этой связи можно было видеть в более широком распространении видов рода Turanena.

Анатомические данные (строение половой системы) в этот конхиологический период были получены лишь для двух видов — J. intumescens и S. eremita (Potaninianus) (Hesse, 1933). Однако уже и эти весьма ограниченные сведения послужили для Гессе поводом провизорно включить в род Jaminia (в подрод Chondrulopsina Lindh.) значительное количество среднеазиатских видов.

Наше анатомическое и конхиологическое исследование большинства указанных в литературе среднеазиатских видов, подвидов и вариететов семейства подтвердило несомненную самостоятельность подродов рода Jaminia, т. е. подрода Euchondrus и подрода Chondrulopsina. Мы убедились в несостоятельности выделения рода Turanena, так как виды этого «рода» принадлежат к роду Zebrina Held. Наконец, стала очевидной несовместимость в одном роде Subzebrinus китайских и среднеазиатских видов. [Виды рода из Китая анатомически исследовал Вигманн (Wiegmann, 1901)]. Оказалось также нереальным разделение видов по четырем родам Subzebrinus, Pseudonapaeus, Siraphorus и Sewertzowia, так как в действительности все они принадлежат к подроду Chondrulopsina. Решающим обстоятельством для упразднения этих родов оказалось то, что большинство их конхиологических «видов» в действительности представляют собой только экологические формы изменчивости одного вида — Ch. potaniniana (Ancey). Вместе с этим в результате исследования изменчивости раковины и изменчивости половой системы следующие, описанные ранее только по признакам раковины виды, сохранили свою само-

стоятельность: J. (Ch.) fedtschenkoi (Ancey), J. (Ch.) kasnakowi (West.), J. (Ch.) labiella (Mart). Остальные 22 «вида» как уже упоминалось, должны быть объединены в один, чрезвычайно изменчивый и широко распространенный в пределах Средней Азии вид J. (Ch.) potaniniana. Казалось бы парадоксальное объединение в один вид таких форм, как крупная, с высотой раковины до 24 *мм*, ярко-белая и гладкая potaniniana

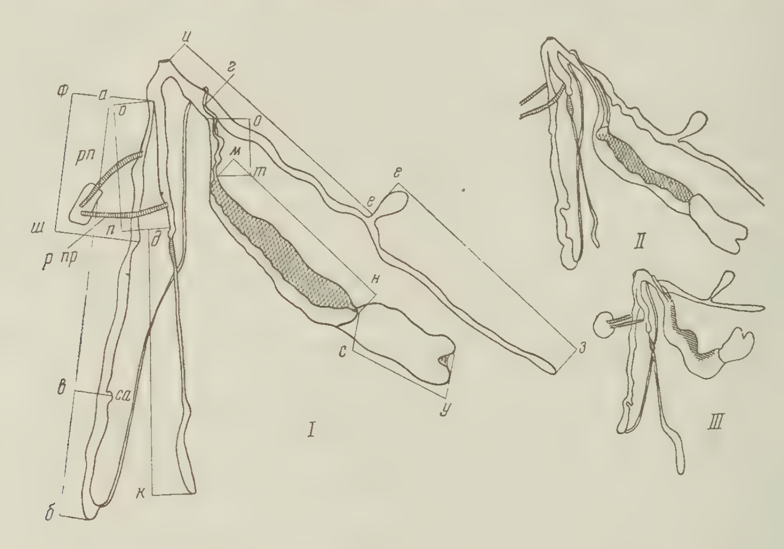


Рис. 1. Половые системы: *I* — J. (Ch.) potaniniana var. potaniniana (Ancey), *II* — J. (Ch.) potaniniana var. asiatica (Mart.), *III* — J. (Ch.) potaniniana var. intumescens (Mart.)

аб — пенис, *бв* — задняя часть пениса, *са* — caecum пениса, *фш* — мешок пениса, *оп* — мешок придатка пениса, *дк* — основная часть придатка пениса, *иг* — вагина, *ге* — стебель семеприемника, *ез* — отросток семеприемника, *мн* — простата, *су* — белковая железа, *от* — матка; *рп* — ретрактор пениса, *р*, *пр* — ретрактор придатка

(как таковая), маленькая, с высотой раковины 5 *мм*, интенсивно ребристая dissimilis (Mart.) с сильной париетальной складкой в устье, retrodens (Mart.) с тремя зубовидными складками или вздутая темно-коричневая asiatica (Mart.), с кольцевой устьевой губой и других форм, оказалось необходимым прежде всего вследствие непрерывной изменчивости признаков раковины, в том числе и тех, которые считались дифференциальными признаками конхиологических видов.

Непрерывная и, как будет показано далее, приспособительная изменчивость установлена нами в результате исследования многих сотен популяций, объединяющих в целом более 7000 раковин (коллекция Зоологического музея Московского университета, сборы Б. Н. Цветкова, наши сборы и сборы других лиц).

Необходимость укрупнения вида стала очевидной также и в результате исследования строения и изменчивости половой системы. Исследовав от 20 до 50 половозрелых экземпляров почти у всех указанных в литературе форм [3], мы смогли установить структурное единство строения их половых систем при наличии сильной размерной изменчивости столь же непрерывной, сколь непрерывна и изменчивость раковины (рис. 1). Это видовое единство многочисленных форм J. (Ch.) potaniniana выступает еще более отчетливо при сравнении их половых систем с раковинами и

[3] Мы не имели возможности анатомически исследовать лишь следующие сомнительные формы: errans, otostoma, trigonochila, moltschanovi, вследствие чего относим их к подроду Chondrulopsina условно. Видовая самостоятельность их также весьма сомнительна.

половой системой указанных выше видов рода, сохранивших в результате ревизии свою самостоятельность (рис. 2 и 3).

Так, J. (Ch.) labiella отличается от J. (Ch.) potaniniana неразветвленным семеприемником; J. (Ch.) fedtschenkoi характеризуется чрезвычайно

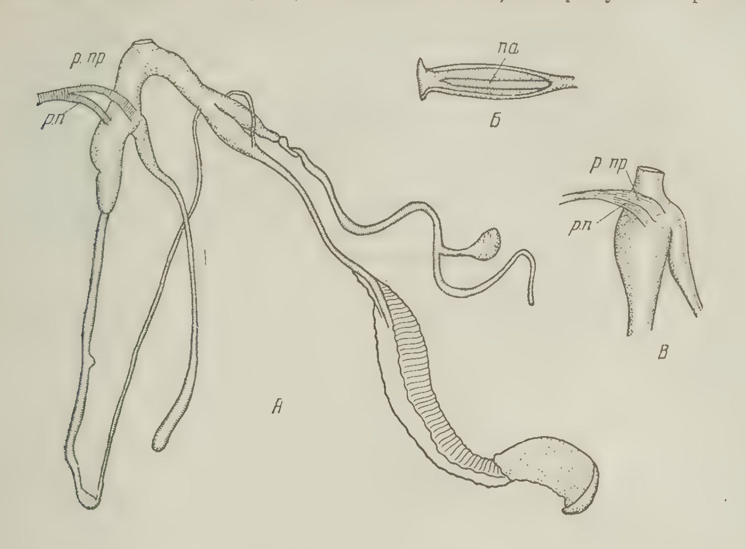


Рис. 2. Половая система J. (Ch.) kasnakowi (West.)
А — общий вид, *Б* — передний конец рудиментарного придатка пениса (в разрезе), *В* — передний конец мешка пениса, сближение ветвей ретрактора; *па* — папилла придатка; остальные обозначения те же, что на рис. 1

коротким отростком семеприемника (рис. 3), а J. (Ch.) kasnakowi — изменением строения придатка пениса: последний не только не имеет собственного ретрактора, но и сильно изменен внутри. Его папилла, выдающаяся в мешок придатка, замкнута, в то время как у предыдущих видов она имеет на конце отверстие. Эти особенности строения придатка характеризуют его как рудиментарный орган (рис. 2).

При всех характеризованных выше различиях следует отметить, что все рассматриваемые виды рода весьма близки между собой, а каждый из них весьма близок к J. (Ch.) potaniniana. Они отличаются от него качественными особенностями, которые, как это будет показано далее, представляют собой как бы максимальное выражение некоторых направлений изменчивости половой системы и раковины но отделены от форм непрерывного ряда вполне заметными хиатусами.

Рис. 3. Половые системы: *А* — J. (Ch.) fedtschenkoi (Ancey), *Б* — J. (Ch.) labiella (Mart.)

В результате ревизии системы среднеазиатских Enidae несколько меняется и зоогеографическая характеристика этой части фауны. Сильно ослабевает, если не прерывается совсем, связь наших энид с восточно-китайскими, а эндемичные виды оказываются непосредственно связанными с западными присредиземноморскими весьма засухоустойчивыми группировками. Эта особенность ядра фауны

Enidae имеет весьма важное значение при анализе направлений внутривидовой изменчивости, так же как и при анализе процесса образования видов.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАКОВИНЫ J. (CH.) POTANINIANA

Представление о непрерывном характере внутривидовой изменчивости дает приводимая нами фотография (рис. 4). В основном тут изображены представители исследованных популяций, далеко не всех, но тех из них, особенности индивидов которых дают возможность без перерыва соединить вместе конхиологические виды. Это, так сказать, краткий конспект изменчивости, который мог бы быть сильно увеличен, если бы имелась возможность сфотографировать на одну пластинку все те ряды популяций, которые примыкают к каждой из изображенных форм (не изображенные на рис. 4 раковины представляют собой лишь формы размерной изменчивости).

Ряды изменчивости составлены так, чтобы можно было получить представление о целостном изменении всех признаков раковины. Однако не по всем направлениям это может быть выполнено. Чрезвычайная пестрота микроклиматических, почвенных, литологических, геохимических и растительных условий в микроландшафтах Средней Азии зачастую весьма сильно сказывается на соседних звеньях ряда изменчивости; две популяции, хорошо отражая в одних признаках нарастание воздействия какого-либо фактора, в то же время могут резко отличаться по другим признакам. Лишь исследование больших серий из разных мест дает возможность выровнять данный ряд. Чаще всего выклинивание популяций наблюдается вследствие изменений в окраске раковин. С цветовых вариаций мы и начнем наш обзор изменчивости.

Окраска раковины. Развитие ярко-белой поверхности раковины как приспособления к отражению солнечных лучей неоднократно отмечалось в литературе для улиток, обитающих в резко ксеротермном климате (Rensch, 1932).

Яркая белая раковина представляет собой следствие хорошей кальцинации наружного слоя; это стоит в прямой связи с избыточным количеством растворимых карбонатов в субстрате, что характерно для горных ландшафтов с аридным климатом.

В наших рядах также наблюдается интенсификация белой окраски раковины по мере усиления ксеротермности местообитаний: форма *1* (в центре) обитает на степных склонах лугово-лесо-степного пояса Заилийского хребта, на высоте 1300—1400 *м* над ур. м., формы *4, 5, 8* (var. torrida) — на степных предгорьях от Таласского хребта до Сурхан-Дарьянских гор. Наиболее яркие белые формы (*20—24*[4] var. pota-

Рис. 4. Jaminia (Chondrulopsina fedtschenkoi (Ancey) — *78*, J. (Ch.). kasnakowi — *173*, J. (Ch.) labiella — *174—182*, J. (Ch.) potaniniana (Ancey); *1* — var. aptycha (Mart.), *3--8* — var. torrida (Tzw.), *9—16* — var. sogdiana (Mart.), *17—19* — var. oxiana (Mart.), *20—24* — var. potaniniana (Ancey), *25—27* — var. korshinskii (Lindh.), *28—33* — var. germabienis (Boettg.); *34* — var. subobscura (Ancey), *35—37* — var. asiatica (Ancey), *38—41* — var. regeliana, *42—48* — var. submucronata (Lindh.), *49—54* — var. galinae (Tzw.), *55—59* — var. subobscura (Mart.), *60—64* — var. misera (Mart.), *67—70, 71—74* — var. secalina (Mart.), *70*ª — var. misella (Tzw.), *75—77* — var. intumescens (Mart.), *79—82* — var. katu-tauensis (Tzw.), *83—86* — var. lindcholmi (Tzd.), *87—90* — var. eleonorae (Tzw.), *91—95* — var. latilabris (Lindh.), *96—100* — var. retteri (Rosen), *101—105* — var. subflammulata (Kob.), *106—110* — var. dshambulica (Tzw.), *111—114* — var. albiplicata (Mart.), *115—122* — var. dissimilis (Mart.), *123—124* — var. orloffensis (Kob.), *125* — var. albocostata (West.), *126—133* — var. narynensis (Tzw.), *134—146* — var. aptycha (Ancey), *147—154* — var. retrodens (Mart.), *155—157* — var. drymaea (West)., *158—164* — var. entodon (Mart.), *165—169* — var. schnitnicovi (Lindh.), *170—172* — var. errans (West.)

[4] Здесь и далее цифры в скобках обозначают номера форм (см. рис. 4).


22
24
25
28
33
16
9
10
17
8
19
20
41
35
34
2
3
42
43
134
1
55
48
54
59
64
70
70a
78
75
71
144
154
157
170
172
173
145
151
146
158
90
88
86
82
79
160
161
162
163
122
133
95
96
115
114
113
125
150
164
169
98
100
112
123
111
132
174
182
105
101
106
110
126

Рис. 4

niniana) встречены в окрестностях Самарканда и в крайне ксеротермных условиях низкогорий Копетдага (*28—33*, var. germabiensis).

В некоторых пунктах количество доступного для ассимиляции углекислого кальция таково, что в силу многих причин не может обеспечить формирование равномерно кальцинированной раковины при необходимости сохранения ее крупных размеров. В результате этого развиваются полосатые формы (*25—27*, var. korshinskii), с чередованием коричневых роговых полосок и хорошо обызвествленных полей. Следует отметить, что такие формы встречены в относительно менее засушливых условиях — около Таран-Базара в Алайском хребте.

Можно видеть, что более или менее упорядоченному расположению полосок (var. korshinskii) предшествует случайное расположение необызвествленных «штрихов», возникающих вследствие необеспеченности моллюсков кальцием в отдельные короткие периоды роста раковины (*19*, *22*).

Интенсификация развития сплошного, хорошо кальцинированного наружного слоя раковины прослеживается и в других рядах, будучи также связанной с усилением аридности местообитаний. Формы *126—130* (narynensis, нижний ряд справа) обитают на сухих склонах в верховьях р. Нарын, а формы *131—133* сплошь белые — на еще более сухих предгорных красноглинных склонах хр. Терскей. Такая же зависимость прослеживается у форм *134—139* (var. asiatica, var. aptycha): равномерно белые формы встречены в пустынных предгорьях Заилийского хребта.

Следует отметить, что у большинства белых форм верхушка раковины либо бурая, либо с темными полосками; это объясняется тем, что молодые животные с еще не вполне сформированной раковиной обитают в более влажных и затененных местообитаниях, где по условиям микроклимата нет необходимости в отражении ярких лучей солнца и где в почве сосредоточено меньшее количество карбонатов.

Бурые и коричневые раковины характерны для биотипов с мезофитными и влаголюбивыми растительными ассоциациями. Формы *34—37*, *55—59* (var. asiatica, var, subobscura) обитают в лиственных лесах, а формы *158—164* (var. entodon), *60—64* (var. misera) — на влажных субальпийских лугах. Общие климатические условия и почвенный дренаж не способствуют накоплению карбонатов в верхних горизонтах почвы. Слабая же кальцинированность раковины оказывается вполне жизнеспособной формой изменчивости вследствие иного теплового и светового режимов этих биотопов.

В многочисленных нюансах окраски раковины, которые мы видим в наших рядах и которые связаны между собой переходами, сказывается вся пестрота условий окружающей среды, о которой говорилось выше. В иных случаях преодоление недостатка кальция в субстратах решается паллиативно: хорошо кальцинированные полоски в строгом порядке чередуются с роговыми полосками. Такое чередование хорошо заметно у форм *87—90* (var. eleonorae), обитающих в аридных условиях, но на участках с сильным почвенным дренажем.

Как видим, резкие, но связанные переходами различия в окраске раковин прежде всего отражают геохимическо-климатические особенности местообитаний. Но в то же время они являются приспособительными. Возможность или «умение» развивать полностью сформированную высокую раковину в условиях малой карбонатности (коричневые раковины) есть такое же приспособление для кальциофильных улиток, как и способность к мощному отложению кальция на поверхности в виде отражающего белого слоя.

Если отвлечься от локальных комбинаций различных микроусловий, то ряд форм от коричневой и тонкостенной var. misera (*64—60*) субальпийских лугов — через коричневую более толстостенную var. subobscura (*59—55*) мезофитных лугов в лесах низкогорий и желтоватые var. aptycha (*1,2*) степных предгорий приводит нас к ярко-белым формам знойных

предгорий Бухары и Копетдага, показывая экологический характер этого направления непрерывной изменчивости.

Объем и форма раковины. В представленных нами рядах изменчивости можно проследить следующие основные направления изменения объема и формы раковины, если за среднюю по двум этим свойствам принять форму *42* из мезофитных кустарниковых ассоциаций Заилийского хребта.

Прежде всего, заметно постепенное увеличение объема и вздутости раковины по направлению, например к копетдагским формам var. potaniniana (*42—2—5—8—17—20—33*) и увеличение вздутости, не сопровождающееся развитием гигантизма, по направлению к var. regeliana (*38—41)* из степных низкогорий западной части Заилийского хребта. Можно проследить также и постепенное измельчание форм, сопровождаемое, с одной стороны, развитием цилиндричности (*56—70*), а с другой,— постепенным усилением кубаревидности раковины (*112—122*). Можно видеть, наконец, и сильное увеличение высоты раковины, которому сопутствует развитие башневидности (*158—162*, var. entodon) или конусовидности (42—54, var. galinae). В первом случае мы снова идем от мезофитных биотопов к биотопам с резко ксеротермным климатом.

Увеличение объема, а следовательно, и тела животного позволяет в конечном итоге накапливать большее количество как тканевой, так и свободной воды, находящейся между телом и раковиной. При обитании в открытых ландшафтах, где почва и камни, которые могли бы служить защитой от палящих лучей солнца, интенсивно нагреваются за день и почти не остывают ночью, увеличение запасов воды обеспечивает улиткам не только возможность пассивного существования, но и возможность, хотя и не дальних, но активных передвижений даже днем. Однако это возможно лишь в первую половину лета. Некоторая потеря влаги, которая происходит при движении вследствие ее испарения из неприкрытого раковиной тела, в силу большого объема тела не является критической, т. е. не приводит к смерти животного. Следовательно, вместе с хорошими отражательными способностями ярко-белой раковины увеличение ее объема создает жизненную форму, весьма хорошо приспособленную к существованию при крайне высоких температурах и крайне низкой влажности воздуха. В этом отношении замечательна форма *33*, встреченная нами в предгорьях Копетдага, по дороге на перевал Гаудан. Улитки переползали с места на место по сильно нагретым красноватым суглинкам, видимо, в поисках пищи.

Рассматривая копетдагские формы, можно прийти к выводу, что сочетание двух направлений приспособительной изменчивости — усиление кальцинации раковины и увеличение размеров — позволило животным в некоторой степени преодолеть главный лимитирующий их расселение фактор — аридность климата.

Но несомненно, что увеличению объема раковины способствует повышенная карбонатность субстратов, так как избыток кальция в значительной степени определяет и возможности увеличения ее размеров.

Уменьшение размеров раковины, наблюдаемое, например, по линии misera — secalina (*63—71*), судя по цвету раковины, идет при малой ассимиляции $CaCO_3$. Форма *67* (var. secalina) обитает на хорошо дренированных каменистых почвах с весьма пестрым фоном карбонатности, однако нигде не достигающими избыточного количества (об этом свидетельствует полосатость раковины). Но уменьшение размеров раковины представляет собой не только следствие недостаточности кальция; это направление изменчивости следует рассматривать как вполне определенное физиологическое приспособление, не менее значимое, чем увеличение ее объема. Уменьшение объема позволяет улиткам легко забираться в малейшие расселины между камнями, для того чтобы спастись от избыточного испарения влаги из своего тела.

Малые размеры раковины в значительной степени предохраняют животных и от случайного попадания в неблагоприятные условия. Это происходит потому, что малейшие сдвиги температуры и влажности воздуха в неблагоприятную сторону вызывают хотя и небольшие, но по отношению к малому объему тела весьма значимые потери воды. Эти потери служат сигналом, заставляющим улиток немедленно прекратить движение и приклеится к камням. Хороший пример крайне малой подвижности представляют собой маленькие, кубаревидные var. dissimilis (*188—122*). Они обитают в трещинах скал, на их вертикальных стенках в весьма сухих горах Кетмень и в ущелье р. Чу.

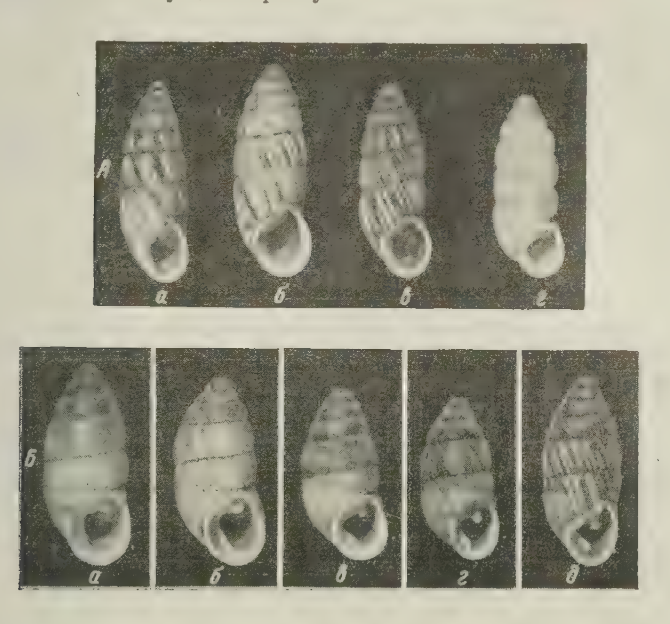


Рис. 5. *А* — развитие ребристой скульптуры; *а, б, в* — var. albiplicata, *г* — var. dissimilis; *Б* — развитие колюмеллярного и наружного зуба; *а, б* — var. aptycha, *в, г* — var. retrodens, *д* — var. drymaea

Недостаточность кальция, отражающаяся на уменьшении размеров раковины, с еще большей отчетливостью выступает при рассмотрении резкой ребристой скульптуры поверхности. Прежде всего хорошо заметно, что резкой ребристости раковины предшествует то экономное откладывание кальция в виде белых полосок, о котором говорилось выше (*87—90*). Это неравномерное, но упорядоченное отложение кальция постепенно сменяется тонкой морщинистостью (*111*) и легкой ребристостью (*112*) у форм, обитающих в крупнообломочной фации у подножия скалистых стенок (рис. 5, *Б*). Такое распределение кальция, несомненно, увеличивает запас прочности раковины, которая может быть легко повреждена при падении на жесткий субстрат.

Следует отметить, что крупные тонкоморщинистые или едва ребристые var. albiplicata обитают среди крупных обломков скал, задернованных или поросших кустарником. Усиление ребристости, т. е. еще большее увеличение запаса прочности у var. dissimilis связано с обитанием на отвесных голых склонах, лишь местами покрытых пятнами лишайников, с россыпью мелких камней у подножья.

Видимо, весь тот кальций, который может быть ассимилирован улитками, идет на построение ребрышек и его нехватает на формирование толстостенной раковины, которая была бы еще прочнее, но вместе с

тем и тяжелее. Едва ли обитание на отвесных поверхностях скал может быть совмещено с развитием тяжелой раковины.

Как видим, немалое количество взаимодействующих факторов создает жизненную форму скал. Однако в процессе ее становления нет места неопределенной изменчивости. Наоборот, цепь форм от var. eleonorae до var. dissimilis с отчетливостью показывает, что развитие их характерных особенностей связано с последовательными изменениями в окружающей среде и представляет собой приспособление к ним.

Развитие высококонических бурых раковин (var. entodon, *158—162*) связано с проникновением в открытые луга субальпийского пояса. Наиболее вытянутые, башневидные формы (*162*) обитают среди травы на сильно влажных, но безлесных субальпийских лугах (Медео), в то время как все менее и менее вытянутые спускаются по этим открытым биотопам к нижней границе субальпийского пояса.

В целом более вытянутая форма раковины, с большим количеством оборотов возникает в силу того, что более или менее постоянно ровный и влажный климат высокогорья обеспечивает возможность почти непрерывного роста раковины, не прерываемого длительными периодами неактивного состояния.

Тормозящее или, напротив, стимулирующее рост раковины действие климата, весьма часто находит свое отражение в размерной изменчивости, которая охватывает либо всю популяцию, либо отдельных особей. Во многих случаях изменчивость в размерах влечет за собой и изменения в общей форме раковины, так как возникают иные соотношения между ее частями. Тем не менее общий адаптивный облик раковины не нарушается. Постепенное развитие вздутости бурых раковин, наблюдаемое в ряду форм от формы *34* до формы *41*, связано с постепенным уменьшением влажности лугов в лесостепном поясе. Они обитают на рыхлых почвах и при наступлении неблагоприятных условий закапываются в землю. Для наименее остепненных лугов характерны формы, стоящие в начале ряда (var. asiatica), а наиболее вздутые (var. regeliana) обитают у нижней границы лесостепного пояса, уже на сильно сухих склонах, почва которых к середине лета пересыхает на значительную глубину. Большой объем раковины позволяет закопавшимся в землю животным долго сохранять то количество воды, которое необходимо для жизни. Несомненное значение в формировании вздутости последнего оборота играет и более сильно развитая нога, с помощью которой улитки могут глубоко закапываться в землю.

Усиленное развитие ноги имеет место и у наскальных форм, что снова отражается во вздутости последнего оборота раковины.

Интересно, что конусовидные раковины var. galinae характерны для слабокаменистых, но рыхлых почв (Веригина гора около Алма-Ата). Улитки и закапываются в землю и прячутся между камнями.

Рассмотрев наиболее резко различающиеся по форме раковины J. (Ch.) potaniniana, мы убеждаемся в том, что становление их, так же как и рассмотренных ранее свойств, идет путем непрерывной изменчивости, каждое звено которой имеет легко анализируемый приспособительный характер.

Экологический, т. е. адаптивный характер изменчивости формы раковины у нашего полиморфного вида подтверждается и тем, что многие из этих раковин по своему цвету, форме и другим признакам весьма похожи на раковины других видов из совершенно иных географических районов, но с общими чертами климата.

С т р у к т у р а у с т ь я. В рядах изменчивости Ch. potaniniana можно видеть постепенное развитие следующих особенностей строения устья: отогнутость краев, появление резкой кольцевой мозоли, образующей на его нижней стенке высокий порог и, наконец, развитие складчатых зубовидных образований.

Постепенное развитие отогнутости краев устья прослеживается во многих рядах (*17—19*, *8—16*, var. sogdiana; *87—90*, var. eleonorae) и всегда связано с усилением скальности или крупнообломочной фации в местообитаниях улиток. Отогнутость краев обеспечивает почти герметическую пришлифовку устья к субстрату, что способствует уменьшению испарения. Следует отметить, что популяции, в которых господствуют формы с отогнутым устьем, вынуждены обитать на скалах вследствие отсутствия лучших возможностей в данном элементе ландшафта: либо это постоянно затененные поверхности, либо наиболее выгодная северная экспозиция. Интересно, что наскальные формы с отогнутым устьем всегда имеют слабо кальцинированную раковину. Таким образом, отогнутость устья является своего рода субституцией отражательной функции раковины.

Развитие кольцевой мозоли хорошо заметно у форм, зарывающихся в грунт. Мы ясно видели, как об этот высокий порог в устье нога очищается от налипающей земли. Следует иметь в виду также, что кольцевая мозоль развита сильно у коричневых, т. е. слабокальцинированных форм. Лишь край устья благодаря этой губе толстый. Если принять во внимание, что наиболее ломок именно край устья, то сосредоточение максимальных возможностей кальцинации у закапывающихся форм на краях устья вполне понятно. Зачастую весьма резкая губа, как и отогнутость краев устья являются следствием сильного истончения вышележащих стенок раковины.

Функциональное значение зубовидных складчатых образований в устье было выяснено нами при анализе изменчивости J. tridens (Матекин, 1950). Это принятая теперь концепция (Ридель, 1957; Лихарев, 1958) сводится к тому, что складки значительно облегчают и ускоряют выжимание из ноги слизи, которая идет на образование защитной пленки — эпифрагмы.

Отчетливо видимое постепенное усиление складок, например, от var. aptycha к var. retrodens и var. drymaea (рис. 4, *146—150* и рис., 5,*Б*) согласуется с тем, что формы этого ряда располагаются от биотопов с постоянно сухим климатом (полупустынно-степные предгорья Семиречья) до биотопов с быстрыми и резкими колебаниями микроклимата. Формы с весьма развитыми зубами (var. retrodens, *146—150*) встречаются на мезофитных северо-восточных склонах Терскея, сильно дренированных близлежащим руслом Чарына. Река течет в глубоком каньоне с высотой обрыва до 40 *м*. Склоны Терскея открыты для иссушающих ветров, дующих с прибалхашских пустынь. Все это создает быстро меняющуюся влажность воздуха. Такие климатические условия требуют осуществления быстрой защиты путем закупоривания эпифрагмой главного источника испарения влаги — устья.

В других случаях то маленькие, то более резкие складки в устье развиваются в разных по степени сухоустойчивости климатических условиях и в разной степени интенсифицируют образование эпифрагмы.

В этом отношении следует еще раз отметить раковины var. entodon с париетальной зубовидной складкой. Эта особенность их устья как нельзя лучше отражает одну из особенностей открытых тянь-шаньских высокогорных лугов — некоторую их остепненность.

Особо следует отметить сочетание у var. intumescens (*75—77*) плоской пришлифовывающейся поверхности устья с зубовидными утолщениями некоторых его участков. Далее мы еще вернемся к этим формам.

Итак, мы рассмотрели главные направления внутривидовой изменчивости J. (Ch.) potaniniana. (О сильно отличающемся по раковине влево завитом var. entoptyx будет сказано далее).

На наш взгляд, приспособительное значение рассмотренных форм изменчивости очевидно, как очевидно и то, что каждый член ряда непрерывной изменчивости в своих особенностях отражает состояние многих абиотических факторов, действующих в данном местообитании.

Следует отметить, что общий облик раковины представляет собой результат постоянного и тесного взаимоотношения необходимости приспособительных изменений с возможностью их осуществить. Проявление жизненных потребностей организма (которые в данном случае сводятся к необходимости предохранения от избыточного испарения) в конкретных условиях окружающей среды находят свое выражение в весьма различных формах раковины, ее цвете, скульптуре и структуре устья.

В этом результирующем взаимоотношении как нельзя лучше выступает поистине удивительное и главное свойство живого организма — способность к широким приспособительным реакциям. Приспособительные реакции, т. е. адаптивные внутривидовые формы изменчивости, в одно и то же время и сохраняют специфические особенности вида и приводят его к порогу иных изменений. Как будет показано далее, некоторые направления изменчивости внутри полиморфного вида привели к образованию самостоятельных видов.

Но обращает на себя внимание различная сущность рассмотренных нами направлений изменчивости, формирующих различные жизненные формы.

Так, при всем физиологическом значении ярко-белых и толстостенных раковин из аридных биотопов сильная кальцинация раковины является лишь следствием избыточного количества $CaCO_3$ в данном местообитании. Таким образом, данное направление изменчивости не представляет собой активной формы приспособительных реакций. Скорее оно отражает оптимум условий, исторически сформировавшийся для кальциофильных улиток этой группы. Мы уже отмечали, что в этом отношении более активным приспособлением следует считать способность формировать раковину при минимуме содержания углекислого кальция.

Такие черты некоторых жизненных форм, как наличие резких складчатых образований в устье, представляют собой еще более активные формы приспособительных реакций. Они развиваются в разных условиях карбонатности и не являются поэтому простым отражением концентрации минерала. Уже упоминалось, что сильное развитие складок происходит в условиях, вызывающих необходимость интенсификации функции защиты от испарения. Следует отметить, что все резко выраженные складчатые зубовидные образования развиваются из вполне определенных структур устья (колюмеллярной складки, париетальной связки), которые сами по себе не несут аналогичной функции защиты от испарения или выполняют ее в слабой степени. Таким образом, не случайная изменчивость случайных образований приводит к становлению жизненных форм. Как видим, они формируются путем постепенных изменений структур иного значения. Эти изменения всегда функциональны и степень их проявления соответствует силе воздействующего фактора.

Такого рода отношения особенностей раковины к абиотическим условиям позволяют использовать фоссильные и субфоссильные раковины для решения вопросов палеогеографии (Матекин, 1950).

Но, несмотря на как будто бы беспредельные возможности приспособительной изменчивости, формы J. (Ch.) potaniniana охватили далеко не все горные биотопы: их нет, например, в хвойных лесах субальпийского пояса, так же как и на сильно влажных лугах высокогорий. Наименее кальцинированные, «дистрофные» формы var. misera встречаются все же на суховатых юго-восточных склонах субальпийского и альпийского поясов. Таким образом, их расселение лимитируется определенным минимумом карбонатности субстрата. Тут несомненно сказывается историческая природа организма, в течение длительного времени формировавшаяся в условиях избытка карбонатов. Преодоление этого барьера, видимо, идет с большим напряжением, во всяком случае с бо̀льшим трудом, нежели преодоление барьера чрезвычайной ксеротермности в биотопах Копетдага. Что касается географического распро-

странения внутривидовых форм, то ни одна из них не занимает изолированного в географическом отношении ареала; вследствие этого ни одна из них не может считаться подвидом. Мы называем их вариететами.

Все разнообразие этих вариететов может быть сведено в следующие экологические морфы: а) экоморфа кустарниковой крупнообломочной фации в полупустынных и степных предгорьях и низкогорьях; б) экоморфа сухих щебнистых почв степных предгорий; в) экоморфа скал; г) экоморфа мезофитных лугово-лесных биотопов в лесо-степном и субальпийском поясах.

Трудно сказать, что ожидает в будущем эти экологические морфы и экологические вариететы. Но, как будет видно из дальнейшего изложения, приспособительная изменчивость некоторых из них привела к становлению новых видов.

Со значительными трудностями сопряжена и попытка найти следы «филогенетических» отношений между этими вариететами. На наш взгляд, они представляют собой приспособительную переработку на месте давно расселившихся исходных форм иной, предшествующей фауны. Охарактеризованные выше четыре экологические морфы — чрезвычайно обобщенная группировка форм приспособительной изменчивости, показывающая лишь основные направления охвата видом «мест в экономии природы».

Но возникает вопрос, является ли облик раковины следствием только единственно возможного в данных условиях решения задачи на экономию влаги или он определяется наследственными особенностями, закрепленными в силу разобщенности популяций и вследствие длительно действующего отбора на наиболее удачную жизненную форму для данных условий?

О справедливости первого предположения свидетельствует тот факт, что эмбриональные и ювенильные части раковины взрослых форм (полтора-два оборота) у различных и резко различающихся крайних вариететов совершенно одинаковы как по своим размерам, так и по другим свойствам. В связи с этим необходимо отметить, что и микроклиматические условия обитания молоди у всех форм изменчивости также одинаковы, так как для откладки яиц требуются сильно увлажненные субстраты (имеет место сильное расхождение в сроках откладки яиц у форм, обитающих в различных климатических условиях).

Таким образом, формирование различий, характеризующих каждую жизненную форму, осуществляется лишь при расселении молоди, попадающей в достаточно различную обстановку.

Тем не менее длительное обитание в каких-нибудь характерных и достаточно узких по разнообразию окружающих условий местообитаниях (например, на скалах или в дресьве — var. dissimilis, var. intumescens) из поколения в поколение суживает диапазон приспособительной изменчивости, стабилизируя ее в каком-нибудь одном, быть может, крайне узком направлении.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ J. (CH.) POTANINIANA

Мы упоминали уже о том, что половая система нашего полиморфного вида у всех его вариететов характеризуется абсолютным структурным единством (см. рис. 1). Напомним, что остальные три среднеазиатских вида подрода отличаются от J. (Ch.) potaniniana качественным своеобразием строения семеприемника и придатка пениса (см. рис. 2 и 3).

Поразившее нас в начале исследования единообразие строения половой системы у форм, считавшихся отдельными видами разных родов, заставило нас не только сильно увеличить количество исследуемых экземпляров, но и трижды пересмотреть весь материал, углубляя изучение половой системы от наружного осмотра до рассмотрения внутреннего строения ее частей. В результате мы получили значительный материал,

биометрическая обработка которого вскрыла закономерности размерной изменчивости, так или иначе находящиеся в коррелятивных отношениях с изменением высоты раковины.

На рис. 1, I показана схема промеров половой системы. Прежде всего отметим, что при всей широте амплитуды изменчивости (на рис. 1 показаны размеры половой системы при минимальных, средних и максимальных размерах раковины) формы с промежуточными высотами раковины статистически достоверно объединяют крайние по размерам половой системы популяции.



Рис. 6. Изменение длины пениса J. (Ch.) potaniniana

Применив метод акад. П. Л. Чебышева для выравнивания эмпирических кривых, мы убедились в том, что размерная изменчивость частей половой системы коррелятивно связана с изменением высоты раковины. Вместе с тем различные ее части находятся в различных коррелятивных отношениях с изменением этой величины.

Кривые зависимого изменения длины пениса (рис. 6) и вагины (рис. 7) отчетливо показывают прямую коррелятивную зависимость между увеличением высоты раковины и увеличением длины этих частей половой системы. Так же выглядят кривые зависимого изменения задней части пениса (*вб*), мешка придатка (*ад*), длины стебля семеприемника (рис. 8) и длины резервуара семеприемника в зависимости от увеличения высоты раковины.

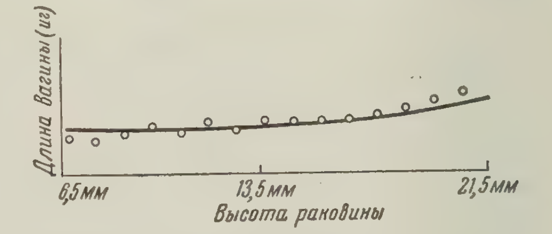


Рис. 7. Изменение длины вагины J. (Ch.) potaniniana

Вместе с тем кривые, выражающие зависимые изменения длины самого придатка пениса и длины отростка семеприемника, имеют иную форму. Парабола, выражающая коррелятивное изменение длины отростка семеприемника (рис. 9), имеет точку максимума, которая лежит примерно на ее середине, тем самым обнаруживая резко выраженную тенденцию к стабилизации изменчивости. Более заметна также тенденция к сильному уменьшению размеров отростка семеприемника при уменьшении высоты раковины, нежели тенденция к его уменьшению при увеличении высоты.

Так как близкая к нашему полиморфному виду J. (Ch.) fedtschenkoi характеризуется высотой раковины от 6,5 до 8,0 *мм* и имеет отросток семеприемника всегда меньшей длины, чем резервуар [отношения, обратные отношению этих частей у J. (Ch.) potaniniana], то отмеченный тип корреляции у J. (Ch.) potaniniana приобретает особый смысл.

Далее парабола, выражающая зависимое изменение длины основной части придатка пениса (рис. 10) у J. (Ch.) potaniniana, имеет точку минимума, также лежащую почти на середине кривой, а сама парабола почти равноплечна. Следует отметить, что она близка к горизонтальной прямой, которая дала бы нам представление об отсутствии корреляции.

Если иметь в виду, что у J. (Ch.) kasnakowi придаток пениса рудиментизирующийся (если не вовсе рудиментарный) орган, то рассмотрен-

ная только что кривая зависимого изменения придатка у J. (Ch.) potaniniana приобретает особый интерес.

Заканчивая обзор изменчивости половой системы J. (Ch.) potaniniana, следует отметить, что Гессе, исследовав несколько экземпляров этого вида (potaniniana s. str.), нашел у одного из них такое же перемещение ретрактора придатка на пенис, какое находим и мы у J. (Ch.) kasnakowi

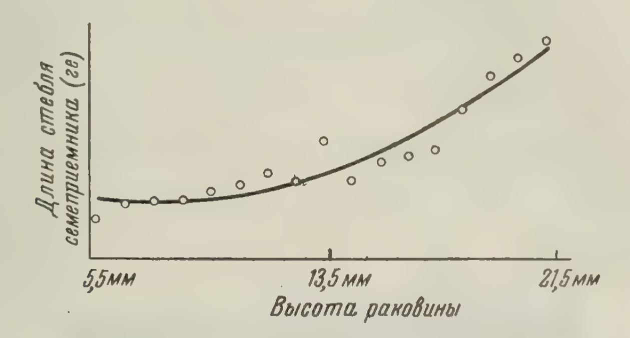


Рис. 8. Изменение длины стебля семеприемника J. (Ch.) potaniniana

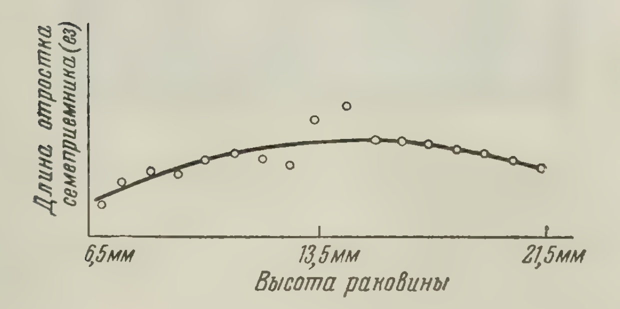


Рис. 9. Изменение длины отростка семеприемника J. (Ch.) potaniniana



Рис. 10. Изменение длины придатка пениса J. (Ch.) potaniniana

(рис. 2). Но, исследовав более 60 экз., J. (Ch.) potaninana var. potaniniana, мы не обнаружили указанной Гессе аберрации. Тем не менее следует предположить, что некоторая тенденция к рудиментизации придатка все же имеет место у нашего полиморфного вида.

На наш взгляд, характер рассмотренной выше кривой зависимого изменения придатка у J. (Ch.) potaniniana и выражает эту тенденцию. Во всяком случае изменчивость его длины не подчиняется той закономерности, которая характерна для изменения пениса, длины вагины и некоторых других частей половой системы.

Различия в характере зависимых изменений частей половой системы J. (Ch.) potaniniana приводят нас к мысли о том, что одни из них в своей изменчивости отражают лишь общее уменьшение или увеличение тела животного, в то время как изменчивость других ее частей (придатка пениса, отростка семеприемника) имеет, видимо, более активное приспособительное значение.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

В предыдущих разделах мы не раз указывали на несомненную близость J. (Ch.) fedtschenkoi, J. (Ch.) kasnakowi и J. (Ch.) labiella к нашему полиморфному виду.

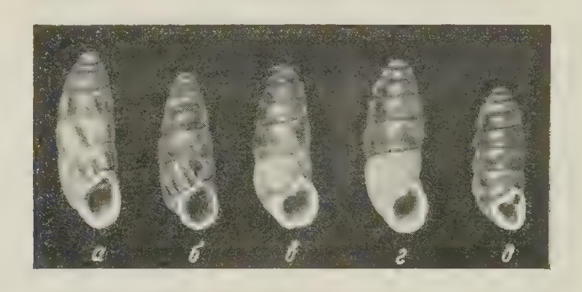


Рис. 11. *а*, *б* — var. secalina, *в*, *г* — var. intumescens
д — J. (Ch.) fedtschenkoi

J. (Ch.) fedtschenkoi (*7*) помещена нами в конце одного из рядов изменчивости J. (Ch.) potaniniana, так как раковина этого вида и структура устья весьма близки к завершающим этот ряд раковинам — var. intumescens (*71—77*).

Мы видим, что столь резко выраженный плоский клиновидный париетальный зуб у J. (Ch.) fedtschenkoi представляет собой дальнейшее усиление распада париетальной связки secalina — intumescens, связывающей края устья (рис. 11). У крайних форм этого ряда правая часть складки выглядит уже нависающей над краем устья пластинкой. Хорошо заметно также, что резкий бугорок на правой стенке устья J. (Ch.) fedtschenkoi имеет свою историю и у раковин intumescens. Таким образом, в облике устья и в форме раковины J. (Ch.) fedtschenkoi хорошо заметны черты преемственности.

Но следует отметить, что ни один из экземпляров J. (Ch.) fedtschenkoi не обнаруживает изменчивости этих структур устья, выраженных у нее столь стойко и своеобразно, что не может быть и речи о непрерывности ряда intumescens — fedtschenkoi.

И в то же время между J. (Ch.) fedtschenkoi и почвенно-щебнистой формой var. intumescens полиморфного вида, ощущается чрезвычайная близость. Она чувствуется не только в становлении признаков устья, но и в том направлении изменчивости семеприемника J. (Ch.) potaniniana, о котором говорилось выше и которое характерно для мелких форм этого вида, обитающих среди щебенки и на скалах.

Сравнительно с другими вариететами J. (Ch.) potaniniana щебнистые и наскальные формы — наименее подвижные животные. Мы уже рассматривали это явление: оно связано с малыми размерами, не обеспечивающими животных резервным количеством влаги.

Вследствие малой подвижности количество контактов между индивидуумами популяции весьма мало, о чем свидетельствует малая численность J. (Ch.) fedtschenkoi и var. intumescens, которые относятся к редким формам Средней Азии.

В семеприемнике J. (Ch.) fedtschenkoi мы в ряде случаев находили лишь по одному сперматофору, в то время как у других вариететов potaniniana мы извлекали их оттуда клубками.

Видимо, мы имеем тут дело с упрощением строения семеприемника, длинный отросток которого служит для вмещения сперматофоров, но который теперь не нужен в связи с уменьшением частоты спариваний.

Данные, полученные в результате биометрической обработки изменчивости отростка семеприемника J. (Ch.) potaniniana (рис. 9), с очевидностью показывают, что некоторое ослабление функции имеет место уже в недрах этого вида, не воплощаясь, однако, в какие-либо структурные изменения.

Следовательно, известное ослабление контактов между индивидуумами популяции, которое стабилизирует направление изменчивости, совместно с процессами адаптивной изменчивости раковины, и привело к образованию нового вида.

Как видим, ничто в этом виде не является ни абсолютно новым, ни непознаваемым в происхождении и функции. Он возник в результате освоения новых условий окружающей среды. В данном случае эти условия представляют собой оригинальное сочетание высокой ксеротермности с малой карбонатностью субстрата (бурый цвет раковины). В таких условиях промедление с защитой от испарения поистине подобно смерти. Именно поэтому складки в устье размещаются столь поверхностно, что уже при малейшем втягивании ноги образуется защитная пленка слизи.

В нашем распоряжении нет данных, которые могли бы убедить нас в том, что между J. potaniniana и J. fedtschenkoi существовал длинный ряд вымерших форм. Наоборот, проанализированный нами характер изменчивости половой системы и раковины J. potaniniana убеждает нас в возможности крайне быстрого, скачкообразного, перехода в новое качество. Быть может, такой переход свершился в течение всего лишь нескольких онтогенезов при быстром освоении новых условий жизни и ослаблении связи с исходной популяцией.

О возможности такого пути видообразования свидетельствует процесс становления и другого близкого к J. (Ch.) potaniniana вида — J. (Ch.) kasnakowi с рудиментарным придатком пениса.

Этот вид (*173*) распространен в долине Обихингоу на кустарниково-каменистых мезофитных склонах Дарвазского хребта и хребта Петра Первого (Таджикистан).

Характерная для его раковины косая складка в глубине устья на столбике раковины представляет собой образование, близкое к коллюмелярной складке J. errans (*170—172*). Коллюмелярная же складка J. errans в свою очередь представляет собой усиление коллюмелярной мозоли var. retrodens (*154*) и var. drymaea (*157*) полиморфного вида.

Мы не смогли исследовать строение половой системы формы errans, которую, однако, и предыдущие исследователи считали вариететом J. albiplicata (!). Если errans действительно окажется анатомически не отличимой от var. albiplicata (т. е. одного из вариететов нашего полиморфного вида), то преемственность признаков раковины J. (Ch.) kasnakowi будет с несомненностью доказана.

Но филогенетическая связь J. (Ch.) kasnakowi и J. (Ch.) potaniniana отчетливо устанавливается по половой системе, строение которой у J. (Ch.) kasnakowi мы характеризовали выше (см. рис. 2, *А*).

Параболическая кривая изменчивости длины основной части придатка пениса J. (Ch.) potaniniana, как мы уже отмечали, свидетельствует о тенденции к рудиментизации. Смещение ретракторов, замеченное Гессе, ко-

торое делает невозможным выбрасывание придатка при спаривании, подтверждает наше толкование особенностей кривой.

Но то, что в популяциях J. (Ch.) potaniniana носит единичный характер, у J. (Ch.) kasnakowi приобрело значение основного свойства характерного для всей популяции. Кроме того, мы видим не только стойкое отсутствие ретрактора на придатке, но и перестройку его внутреннего строения (см. рис. 2,*Б*).

Интересно отметить, что и такого рода коренная перестройка половой системы связана с ослаблением контактов внутри популяции и, следовательно,— с уменьшением частоты спариваний. Об этом свидетельствует крайняя разреженность популяций вида, встречающихся по 1—2 экз. на 1 $м^2$.

Процесс рудиментизации придатка пениса, следы которого мы снова видим в недрах старого вида, свидетельствует о существенном изменении самого способа спаривания. Если принять, что функция придатка аналогична функции «рук оплодотворения» у витринид, на которые насаживаются сперматофоры, то рудиментизация этого органа ставит вопрос о ликвидации сперматофоров, либо о переходе к самооплодотворению, что вероятнее, если иметь в виду крайнюю разреженность популяции. Но так или иначе, приспособительное значение этого изменения ясно из истории его формирования еще в исходном виде.

Климатические условия в районе распространения J. (Ch.) potaniniana в иных пунктах настолько суровы, что возникновения тех особенностей половой системы, которые мы видим в полной мере выраженными у (Ch.) kasnakowi, вполне оправдано.

Чрезвычайно интересно отметить, что при исследовании ряда экземпляров J. (Ch.) kasnakowi мы обнаружили все градации слияния мускула ретрактора, одна из ветвей которого перешла с мешка придатка на мешок пениса (см. рис. 2,*В*). Это, безусловно, свидетельствует о быстром темпе «постепенности» при окончательном формировании новой структуры вида.

В то же время тут не остается места для рассуждений о мутации, о которой можно было бы говорить в отношении происхождения подсемейства Chondrininae, не имеющего вовсе придатка пениса, если не принимать во внимание полученных нами данных.

Последний из среднеазиатских видов подрода T. (Ch.) labiella обитает в предгорьях и низкогорьях Тарбагатая, т. е. в наименее засушливых степных биотопах Средней Азии. Этот вид занимает изолированный ареал, внутри которого не встречаются другие виды рода.

Его цилиндрическая сизоватая раковина с сильной, но не порожистой кольцевой мозолью в устье не имеет своих предшественников в формах приспособительной изменчивости potaniniana.

Этот вид обитает на скалах, но менее ксеротермные условия не вызывают тут необходимости столь плотной пришлифовки устья, которую мы видели у некоторых вариететов полиморфного вида.

Сильно расширенный рукавообразный семеприемник, лишенный резервуара, свидетельствует о том, что он может вместить много сперматофоров. Мы действительно наблюдали большое их количество при вскрытии ряда особей. Климатические условия района, видимо, не препятствуют интенсивному спариванию, т. е. длительным периодам активного состояния.

Интересно отметить, что семеприемники такого же строения, как у J. (Ch.) labiella, при наличии совсем других особенностей половой системы встречаются у видов семейства, распространенных на островах Атлантики, и в других длительно увлажненных районах земного шара.

Таким образом, если мы и не можем сейчас установить непосредственной связи между J. potaniniana и J. labiella, аналогичной той, которую

мы видели в предыдущих случах, тем не менее приспособительный характер отличий этого вида от других и тут совершенно ясен.

Отсутствие видимой связи следует, по всей вероятности, объяснить длительной оторванностью этого вида от популяций J. potaniniana, происшедшей давно, в период более влажного климата неогена. (О влажности климата неогена в Средней Азии свидетельствует обнаруженный нами в неогеновых толщах Киргизии Carichium minimum.) Недоступная теперь для расселения наземных моллюсков пустынная перемычка между Тарбагатаем и Джунгарией в то время, видимо, не представляла собой барьера.

Совершенно очевидно, что изоляция части популяции вида генерализует то направление изменчивости, которое возникает в ней как приспособительное по отношению к окружающим условиям. В этом сказывается важнейшая роль полового процесса, способствующего обогащению популяции теми свойствами, которые приобрели ее индивиды в результате развития в определенной среде.

Несколько слов о влево завитом вариетете нашего полиморфного вида var. entoptyx. Его половая система выглядит как зеркальное изображение половых систем других одноразмерных вариететов J. (Ch.) potaniniana, что и делает необходимым считать этот конхиологический «вид» конхиологического «рода» Siraphorus всего лишь внутривидовой формой полиморфного вида. Он занимает довольно узкий ареал в Чаткальском хребте, подобно узкому ареалу левых форм Bradybaena lantzi Lindh. в Заилийском хребте (Цветков, 1938).

Резко скачкообразный характер изменчивости, разумеется, без промежуточных форм между левыми и правыми раковинами вполне может быть отнесен к категории мутационной изменчивости.

Но, как мы видим, такого рода резкое уклонение, не летальное, но вполне жизнеспособное и приведшее значительную по объему популяцию в состояние изоляции по отношению к другим формам полиморфного вида, все же не оказывается достаточным для становления нового вида.

На наш взгляд, это обстоятельство с очевидностью указывает на то, что не случайная и не безразличная в функциональном отношении изменчивость лежит в основе процесса видообразования.

Нужно отметить также, что только одна изоляция части популяции вида в свою очередь не является доминирующим фактором в происхождении видов. В этом отношении мы не можем согласиться с концепцией Майра (1947, 1954). Роль изоляции подобна лишь роли искусственного отбора, который производится при сохранении определенных условий содержания нужных форм и в силу этого стойко сохраняет выгодный человеку фенотип.

Как следует из полученных нами данных, становление новых видов J. (Ch.) fedtschenkoi, J. (Ch.) kasnakowi происходит путем охвата некоторыми формами приспособительной изменчивости исходного вида таких условий окружающей среды, обитание в которых требует коренной перестройки биологии размножения и сильных изменений в формах защиты от испарения. В Средней Азии такие условия обитания представляют собой основные и более молодые направления развития ландшафта. Щебнистость предгорий есть следствие эрозионной переработки крупнообломочной фации, которая идет в настоящее время весьма интенсивно при ксеротермизации климата.

Существенно важным следует считать тот факт, что свойства новых видов формируются в недрах исходного вида, в его популяциях, стоящих у порога биотопов, в которых обитают ныне новые виды.

Таким образом, не изоляция мутантов, а формирование адаптивных свойств совместно с генерализацией приспособительной изменчивости в одном направлении путем некоторого ослабления межпопуляционных связей и может привести к становлению новых видов.

ЛИТЕРАТУРА

Лихарев И.М., 1958. Морфофизиологический анализ Clausiliidae, Зоол. ж., т. XXXVII, вып. 5.

Лихарев И.М. и Раммельмейер Е.С., 1952. Наземные моллюски, фауны СССР, М.

Майр Е., 1947. Систематика и происхождение видов, Изд-во иностр. лит., М.

Матекин П.В., 1950. Фауна наземных моллюсков. Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории Современных лесов района, Зоол. ж., т. XXIX, вып. 3.

Ридель А., 1957. Материалы к познанию Zonitidae (Gastropoda) Советской Армении, Зоол. сб. АН АрмССР, вып. 10

Цветков Б.Н., 1938. Правые и левые формы моллюска Fruticicola laatzi Lindh. и их географическое распространение, Бюл. Моск. о-ва Испыт. природы, Отд. природы, Отд. биол. XLXII, 5—6.

Bailey D, 1956. Re-examination of the diversity in Partula taeniata, Evolution, 10, No. 4.

Crampton H., 1932. Studies on the variation, distribution and evolution of the gen. Partula, Carnegie Inst. Washington Publ., 410.

Gulick I., 1905. Evolution, Racial and Habitudinal, Ibidem, 25.

Hesse P., 1933. Zur Anatomie und Systematik der Familie Enidae, Arch. Naturg., N. F., 2

Mayr E., 1954. Change of Genetic Environment and Evolution, Evolution as a process, I. Huxsley editor.

Rensch B., 1932. Uber die Abchängigkeit der Grösse, des relativen Gewichtes und der Oberflächestruktur der Landschneckenschalen von den Umweltsfaktoren, Z. Morfol. und Ökol. Tiere, 25 Bd. 4 — 1937. Untersuchungen über Rassenbildung und Erblichkeit von Rassenmerkmalen bei sizilischen Landschnecken, Z. Induk. Abstamm. Vererb.— lehre, 72.

Schilder F., 1953. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere.

Welch D'Alte, 1938. Distribution and Variation of Achatellina mustelina Mighels in the Waianae Mountain, Oahu.

Wiegmann F., 1901. Binnen-Mollusken aus Westchina und Centralasien. II. Die Buliminiden, Ежегодник Зоол. Муз. Импер. Акад. наук, т. VI.

ADAPTIVE VARIABILITY AND THE PROCESS OF SPECIATION IN CENTRAL ASIAN TERRESTRIAL MOLLUSCS OF THE FAMILY ENIDAE

P. V. MATEKIN

Chair of Invertebrate Zoology, Moscow State University

Summary

The study of the variability of the shell and genital system in Central Asian representatives of the family Enidae has revealed a large polymorphous species Jaminia (Chondrulopsina) potaniniana within the fauna composition of terrestrial molluscs. This species comprises most (22) «species» which were described earlier by their shell.

Continuous variability of shells within the polymorphous species (colour, volume, sculpture of the surface, structure of the mouth) is always of adaptive importance and directed mainly to the protection of animal body against excessive exhalation.

The sexual system also undergoes a continuous variation of size which is always correlated with the alteration of the shell height. Some of its portions, however, show such a character of correlation which proves that certain populations of the polymorphous species are connected with two closely related species.

The above mentioned connection is reflected in certain trends in the adaptive variability of the polymorphous species which become a character of qualitatively different structures in closely related species.

On the basis of the data obtained speciation is regarded not as a process of selection and spreading of fortuitous changes but as a process which develops adaptive forms of variability in the depths of the initial species.

These trends of variability attain their maximum development (generalization) under certain environmental conditions. Some loosening of interpopulational connections contributes to the generalization of certain trends in the variability.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ CALANUS (COPEPODA) СЕВЕРНОГО И ЮЖНОГО ПОЛУШАРИЙ

К. А. БРОДСКИЙ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

ВВЕДЕНИЕ

Виды рода Calanus, в особенности C. finmarchicus, C. pacificus, C. plumchrus и другие, имеют первостепенное значение как кормовая база промысловых пелагических рыб (сельди, сардины, анчоуса и др.) и усатых китов и, являясь массовыми формами, составляют основной компонент зоопланктона высоких и умеренных широт мирового океана. В меньших количествах этот род представлен и в низких широтах. В последнее время стало совершенно очевидным, что вопросы экологии видов, их распределения, вопросы продуктивности и т. п. не могут быть эффективно разрешены, если неясно точное систематическое положение исследуемого вида. Смешение двух или нескольких видов обесценивает их использование как индикаторов гидрологических условий, промысловых скоплений рыб и китов и не позволяет делать обоснованные выводы о происхождении водных масс, морских бассейнов и их геологической истории.

Несмотря на естественный большой интерес исследователей к изучению систематики, экологии, распространению массовых видов рода Calanus, до сих пор ясного представления о таксономии видов, а следовательно, и их филогенетических отношениях, не имелось. Что касается видов северного полушария, то особенно сложен был вопрос, являются ли C. finmarchicus и C. helgolandicus одним и тем же видом, или это виды различные. Также неясно было, идентичен ли C. helgolandicus из северной части Тихого океана Calanus helgolandicus из Северной Атлантики.

Некоторая ясность в этот вопрос была внесена в последние годы, когда было показано, что в северной части Тихого океана обитает не C. helgolandicus, а эндемичный вид C. pacificus (Бродский, 1948), и что C. finmarchicus может быть разделен на два вида — C. finmarchicus и и C. glacialis (Яшнов, 1955). В последней работе было высказано положение, что C. finmarchicus и C. helgolandicus должны рассматриваться как различные виды, что соответствует мнению, высказанному Сарсом еще в 1901 г. (G. O. Sars, 1901). Высказывали свое согласие с Сарсом и мы в 1950 г. при анализе каланид северной части Тихого океана (Бродский, 1950). Однако сложность таксономических отношений массовых видов рода Calanus оставались весьма значительной, особенно если принять во внимание видовой состав фауны не только северного, но и южного полушарий. Для последнего многие авторы отмечали нахождение видов северного полушария C. finmarchicus и C. helgolandicus (Cleve, 1905; Farran, 1929; Dakin and Colefax, 1940; Vervoort, 1957 и др.). Так, в последней из упомянутых работ сказано, что

географическое распространение C. finmarchicus огромно («...is enormous») — от 75° с. ш. до 52°41′ ю. ш. Фарран заметил, что если различие между крупным C. finmarchicus и мелким C. helgolandicus будет установлено, то южной форме следует дать свое название.

Благодаря планктонным сборам Советской антарктической экспедиции (1955—1958 гг.) мы в настоящее время располагаем обширными материалами по различным видам рода Calanus из южного полушария, что позволяет сделать сравнение особей, относимых авторами к видам C. finmarchicus и C. helgolandicus, а также и других видов из южного и северного полушарий.

Из северного полушария мы имеем исключительно богатые коллекции по Арктическому бассейну (сборы дрейфующих станций «Северный полюс»), Северной Атлантике (сборы судов Полярного института рыбного хозяйства и океанографии, Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии и экспедиционного судна [1] «Михаил Ломоносов»), дальневосточным морям (сборы автора, Курило-Сахалинской экспедиции, сборы э/с «Витязь» и др.), северной части Тихого океана (сборы автора, э/с «Витязь») и Желтому морю (сборы А. А. Стрелкова). Из южного полушария, кроме упомянутых материалов Советской антарктической экспедиции, нам были любезно переданы планктонные пробы с экземплярами видов рода Calanus из вод у Новой Зеландии и у берегов Чили [2]. Таким образом, мы располагаем значительным сравнительным материалом из обоих полушарий, включающим все до сих пор известные виды рода Calanus, а также обнаруженные в последнее время новые виды.

В настоящей статье мы освещаем лишь некоторые вопросы по взаимоотношению C. finmarchicus, C. helgolandicus, C. pacificus с двумя новыми видами из южного полушария и только касаемся вопроса о C. tonsus и C. plumchrus.

CALANUS PLUMCHRUS И C. TONSUS

C. tonsus был описан Брэди из вод южного полушария по одному экземпляру самки. Затем этот вид Кэмпбеллом и другими авторами был обнаружен в северной части Тихого океана, где он имеет существенное значение как массовый вид, служащий пищей ряду стайных промысловых рыб (сельди, сардине и т. д.). Был принят этот вид и нами (Бродский, 1948) для дальневосточных морей. В 1921 г. Марукава (H. Marukawa) по копеподитной стадии описал вид C. plumchrus из вод у берегов Японии. В 1938 г. нами было показано, что C. plumchrus есть синоним C. tonsus. Однако ни американские, ни японские авторы не располагали сравнительным материалом из южного полушария. Не имели его и мы при определении C. tonsus из дальневосточных вод. В 1956 г. Танака (O. Tanaka), получив возможность исследовать экземпляр из «антарктических» вод, послуживший Брэди для установления нового вида C. tonsus, нашел, что в северной части Тихого океана распространен не C. tonsus, а очень близкий, но другой вид, для которого Танака сохранил название, данное Марукава,— C. plumchrus. При просмотре материалов Советской антарктической экспедиции из южного полушария мы нашли бывших до сих пор неизвестными самцов C. tonsus, а также целые серии этого вида, и считаем вполне правильным суждение Танака о наличии двух разных видов из разных полушарий — C. tonsus и C. plumchrus. Оба эти вида не обнаружены в тропических водах, и есть основание полагать, что эти виды, будучи очень близкими, имеют прерванное распространение и являются биполярными или антитропическими. На морфологических отличиях C. tonsus и C. plumchrus мы останавливаться не будем, поскольку они даны в работе Танака. Отметим только, что строение V пары ног самцов крайне сходно, но остальные признаки достаточны для видового отличия двух упомянутых форм.

---

[1] Далее экспедиционное судно обозначается сокращенно — «э/с».

[2] Пользуемся случаем принести свою благодарность лицам, передавшим нам эти пробы, а именно: сотруднику Новозеландского океанографического института Р. Моррисон-Касси, сотруднику Морской биологической станции в Вальпараисо Элде Фаджетти и сотруднику департамента морской биологии университета в Консепсионе А. Галлардо.

CALANUS GLACIALIS, C. FINMARCHICUS, C. HELGOLANDICUS, C. PACIFICUS, C. AUSTRALIS, C. CHILENSIS

Сравнение особей из южного полушария, относившихся ранее к видам C. finmarchicus и C. helgolandicus, с таковыми же из северного полушария позволило выделить представителей рода Calanus из южного полушария в новые виды, очень близкие к C. helgolandicus и C. pacificus, но эндемичные для умеренных широт южного полушария и не найденные до настоящего времени ни в тропических, ни в антарктических водах. Новые виды C. australis и C. chilensis вместе с C. pacificus и C. helgolandicus представляют общую группу весьма близких видов, и необходимо дать сравнение их как друг с другом, так и с более отдаленными видами — C. finmarchicus и C. glacialis.

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ВИДОВ РОДА CALANUS ИЗ ЮЖНОГО ПОЛУШАРИЯ

Calanus australis Brodsky sp. n.

(Рис. 1, *9*—*12*, рис. 2, *4*, *8*, *10*, *11*; рис. 3, *11*, *13*, *14*; рис. 4, *8*, *9*).

Многочисленные самки и самцы VI стадии, копеподитные стадии IV—V.

Длина: ♀ 2,5—3,4 *мм*, средняя по 78 самкам — 2,93 *мм*; ♂ 2,7—3,3 *мм*, средняя по 34 самцам — 3,1 *мм*.

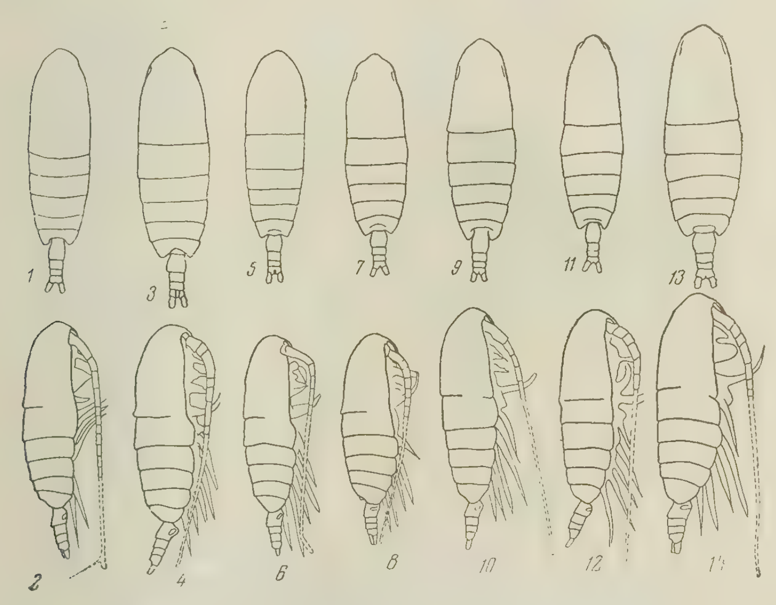


Рис. 1. Самки: вид сверху и сбоку (при одном и том же увеличении)

1, 2 — C. helgolandicus (Северная Атлантика), *3, 4* — C. pacificus v. oceanicus (Тихий океан), *5, 6* — C. pacificus v. japonicus (юго-западный берег о. Сахалина), *7, 8* — C. pacificus v.? (Циндао), *9, 10* — C. australis v. pacificus (станция 353), *11, 12* — C. australis v. atlanticus (станция 484), *13, 14* — C. chilensis (Вальпараисо)

Самка. Тело стройное, передний конец его при рассматривании сверху — с закругленным выступом, сбоку — плавно закруглен без различимого выступа. Отношение ширины к длине цефалоторакса — 1 : 3; 1 : 3,1. Последний торакальный сегмент со сближенными задними углами, которые как бы охватывают проксимальную треть генитального сегмента абдомена. Генитальный сегмент при рассматривании сбоку — не с параллельными спинным и брюшным краями, а с двойной вершиной на брюшном крае (на вентральном выступе), сперматека сбоку, почковидной формы. Антеннулы в согнутом положении длиннее тела на 2—3 членика. Рото-

вые части и плавательные ноги обычного строения для таких видов, как C. helgolandicus и C. pacificus. Зубчатая пластинка на 1-м членике базиподита V пары ног характерного для вида строения, а именно: зубцы с острыми вершинами, треугольной формы и сидят без промежутков. Особенно крупны зубцы в дистальной части членика. Число зубцов невелико и



Рис. 2. Передний конец тела самки, сбоку

1 — C. finmarchicus (Северная Атлантика), 2 — C. helgolandicus (Северная Атлантика), 3 — C. pacificus v. oceanicus (Тихий океан), 4 — C. australis v. pacificus (станция 353)

Абдомен самки, сбоку

5 — C. finmarchicus (Северная Атлантика), 6 — C. helgolandicus (Северная Атлантика), 7 — C. pacificus v. oceanicus (Тихий океан), 8 — C. australis v. pacificus (станция 353)

Абдомен самки, сверху

9 — C. pacificus v. oceanicus (Тихий Океан), 10 — C. australis v. pacificus (станция 353), 11 — C. australis v. atlanticus (станция 484), 12 — C. chilensis (Вальпараисо)

у просмотренных экземпляров варьирует от 15 до 22, чаще всего — 15—19. Изгиб зубчатой линии выражен слабо, но форма внутренних краев (зубчатых) 1-го членика базиподита V пары ног лировидная, конечный членик эндоподитов V пары ног с 5 щетинками.

Самец. Форма тела обычного строения, как у видов C. helgolandicus и C. pacificus. Видовые отличия в строении V пары ног следующие: левый

эндоподит длиннее 1-го членика экзоподита этой же ноги и достигает $^1/_6$—$^1/_4$ длины 2-го членика экзоподита. Экзоподит из относительно тонких и длинных члеников. Зубчатая пластинка 1-го членика базиподита V пары ног с острыми, треугольными, слегка изогнутыми в дистальной части зубцами. Число зубцов невелико (14—15). Последний членик эндоподита V пары ног с 6 щетинками.

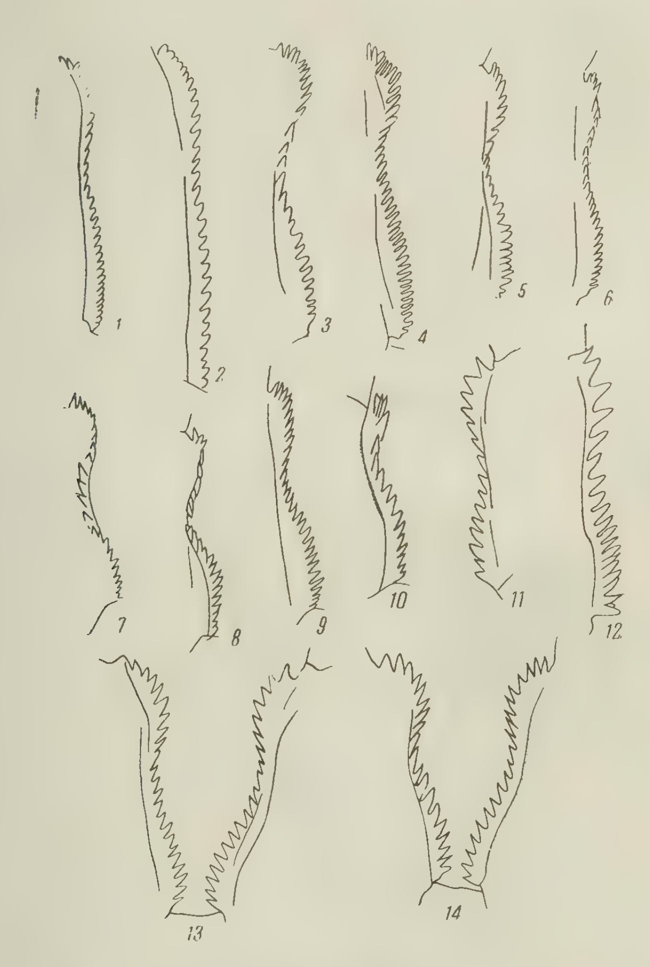


Рис. 3. Край 1-го членика базиподита V пары ног самки

1 — C. glacialis (Полярный бассейн), *2* — C. finmarchicus (Северная Атлантика), *3* — C. helgolandicus (Северная Атлантика), *4* — C. pacificus v. oceanicus (Тихий океан), *5—8* — C. pacificus v. japonicus (у юго-западного берега о. Сахалина), *9* — то же (Посьетский залив), *10* — C. pacificus v. ? (Циндао), *11* — C. australis v. pacificus (станция 448), *12* — C. chilensis, *13* — C. australis v. pacificus (станция 353), *14* — C. australis v. atlanticus (станция 484)

Местонахождения. К югу от Тасмании: 44°05′ ю. ш., 147°35′ в. д. (станция 77 Британско-Австрало-Ново-Зеландской Антарктической исследовательской экспедиции, Vervoort, 1957). У Новой Зеландии: пролив Кука — 41°15′ ю. ш., 174°30′ в. д.; станции дизельэлектрохода «Обь» (станция 353—46° 12′ ю. ш., 166° 30′ в. д.; станция 354—47° 49′ ю. ш., 166° 26′ в. д.). У берегов Южной Америки в Тихом

океане: станция 447—40° 55′ ю. ш., 74° 42′ з. д., станция 448—45 °04′ ю. ш., 75° 33′ з. д., станция 449—49° 11′ ю. ш., 76° 19′ з. д., станция 450—52° 35′ ю. ш., 75° 35′ з. д. В Атлантическом океане, тоже у берегов Южной Америки: станция 481—41′ 36° ю. ш., 58° 38′ з. д.: станция 483—39° 17′ ю. ш., 57° 22′ з. д.; станция 484—37° 49′ ю. ш., 56° 35′ з. д.

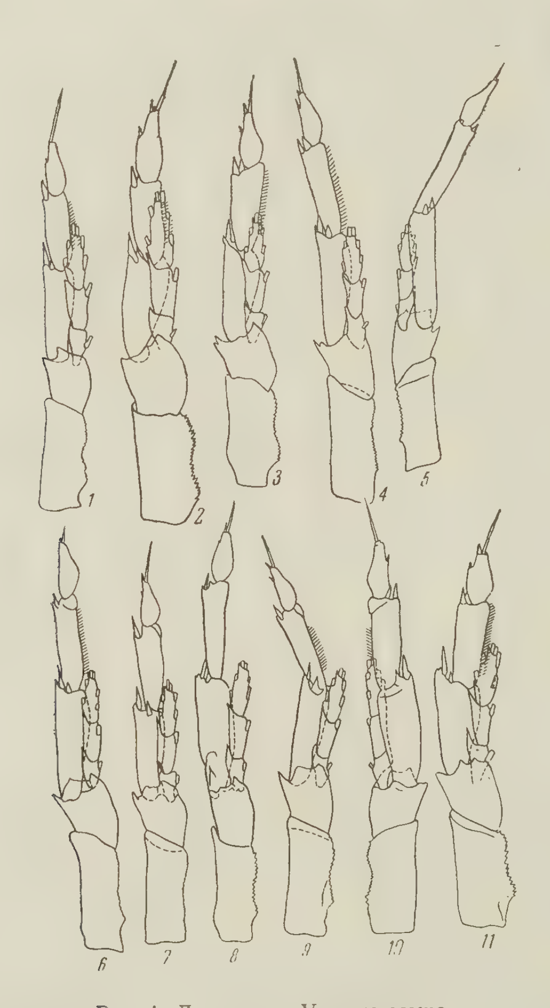


Рис. 4. Левая нога V пары самца

1 — C. glacialis, *2*—C. finmarchicus, *3* — C. helgolandicus, *4* — C. pacificus v. oceanicus, *5* — C. pacificus v. japonicus, *6* — C. australis v. pacificus (станция 353), *7* — C. australis v. pacificus (станция 448), *8* — C. australis v. atlanticus (станция 483), *9* — C. australis v. atlanticus (станция 484), *10* — C. chilensis (Талькауано), *11* — C. chilensis (Вальпараисо)

Имеются указания Фаррана (G. P. Farran, 1929), что C. finmarchicus обнаружен экспедицией на судне «Терра Нова» в водах у Новой Зеландии у о-ва Кэмпбелл и у о-вов Чатам. По описанию Фаррана и малому числу зубцов на 1-ом членике базиподита V пары ног самки и самца следует предположить, что Фарраном был найден C. australis.

Судя по местонахождениям C. australis, он, очевидно, является видом умеренных широт южного полушария.

Calanus chilensis Brodsky sp. n.

(Рис. 1, *13*, *14;* рис. 2, *12;* рис 3, *12*, рис. 4, *10*, *11*)

Многочисленные самки и самцы VI стадии, копеподитные стадии IV—V.

Длина: ♀2,6—3,6 *мм*, средняя по 28 самкам — 3,16 *мм*; ♂2,7—3,1 *мм*, средняя по 31 самцу — 2,94 *мм*.

Самка. Тело менее стройное и удлиненное, чем у предыдущего вида. Передний конец тела при рассматривании сверху и сбоку — с выступом, несколько более заметным, чем у предыдущего вида. Отношение ширины цефалоторакса к его длине — 1 : 2,8. Последний торакальный сегмент с короткими и расходящимися задними углами. Абдомен относительно короче и толще, чем у предыдущего вида. Антеннулы в согнутом положении длиннее тела на 3—4 сегмента. Ротовые части и плавательные ноги обычного строения для таких видов, как C. helgolandicus и C. pacificus. Зубчатая пластинка на 1-м членике базиподита V пары ног с зубцами треугольной формы и с промежутками между зубцами в дистальной части, более узкими в проксимальной части внутреннего края этого членика. Число зубцов 18—20. Изгиб в средней части зубчатой линии имеется, но небольшой. Конечный членик эндоподитов V пары ног с 5 щетинками.

Самец. Форма тела обычного строения, как и у предыдущего вида. V пара ног с относительно короткими и толстыми члениками экзоподита левой ноги. Эндоподит этой ноги достигает 1/3 или 1/2 длины 2-го членика экзоподита этой же ноги. Зубчатая пластинка с 17—18 зубцами, зубцы несколько крупнее в дистальной части 1-го членика базиподита V пары ног. 3-й членик экзоподита левой ноги этой же пары менее удлинен и шире, чем у предыдущего вида. 3-й членик эндоподита V пары ног с 6 щетинками.

Местонахождения. У берегов Южной Америки, Чили, залив Сан-Винсенте (сбор Галлардо); у Вальпараисо (сбор Фаджетти); станции дизельэлектрохода «Обь»: станция без номера — рейд Вальпараисо, станция 445—33° 03′ ю. ш., 72° 10′ з. д. Таким образом, C. chilensis найден пока только у тихоокеанских берегов Южной Америки в районе Вальпараисо и Талькауано.

СРАВНЕНИЕ НОВЫХ ВИДОВ (C. AUSTRALIS И C. CHILENSIS) С БЛИЗКИМИ ВИДАМИ

Приведя краткое описание новых видов рода Calanus из южного полушария, сравним их с близкими видами из северного полушария. Для этого используем только оригинальный материал по видам, которые образуют группу близких видов, а именно, кроме упомянутых выше C. helgolandicus и C. pacificus, сравним еще с C. finmarchicus и C. glacialis. Все эти шесть видов (считая и два новых) очень близки по своей морфологии. Все они имеют зазубренные края 1-го членика базиподита V пары ног у самки и самца, последний торакальный сегмент не имеет острия или острого угла (при рассматривании сбоку), головной конец плавно закруглен и не несет киля или гребня и, наконец, самцы всех этих видов имеют очень сходное строение V пары ног.

Судя по строению конечностей, ротовых частей и почти полному отсутствию асимметрии в строении (кроме небольшой асимметрии V пары ног самца), можно предположить, что это наиболее примитивные Calanoida. Эти виды с точки зрения экономики моря — виды массовые, развивающиеся в огромном числе особей в поверхностных слоях воды.

Сравнение видов сделаем по отдельным признакам, которые относительно легко доступны для исследования. Общие описания видов, имеющиеся в ряде работ, начиная с работы Сарса (1903), мы опускаем,

C. glacialis Jaschnov (Центральная часть Арктического бассейна, дрейфующая станция «Северный полюс — 2»). Отличается от остальных видов более крупными размерами (♀ — 5,05 *мм*) и характерным строением зубчатой пластинки на 1-м членике базиподита V пары ног самки и строением V пары ног самца. А именно: зубчатая пластинка (рис. 3, *1*) с очень короткими тупыми зубцами образует легкий изгиб в средней части. Зубцы сидят плотно, без промежутков, число их 30—34. V пара ног самца (рис. 4, *1*) «утолщенного» типа, т. е. членики экзоподита левой ноги имеют отношение ширины 1-го и 2-го члеников к длине соответствующих члеников как 1 : 3. Левый эндоподит достигает почти половины длины 2-го членика экзоподита той же ноги. Передний конец тела самки плавно закруглен без следов треугольного выступа. Вид распространен (Яшнов 1955) в Полярном бассейне, в сибирских краевых морях, в северной половине Баренцева моря, в Гренландском и Белом морях и «...обнаружен во всех наших дальневосточных морях». Последнее требует исследования, мы предполагаем, что если этот вид и проникает в дальневосточные моря, то скорее всего, он локализован в северо-восточной части Берингова моря и в северных частях Охотского и Японского морей.

C. finmarchicus (Gunner) (Северная Атлантика: э/с «Михаил Ломоносов», станция 120). Длина: ♀ 3,3—3,8 *мм*, средняя по 24 самкам — 3,73 *мм*; ♂ 3,0—3,8 *мм*, средняя по 28 самцам — 3,42 *мм*.

Самка. Головной конец тела плавно закруглен без выступа (рис. 2, *1*). Генитальный сегмент абдомена при рассматривании сбоку — с почти параллельными брюшным и спинным краями. Вентральный выступ слабо развит (рис. 2, *5*). Зубчатая пластинка самки с тупыми и короткими зубцами, сидят они с небольшими промежутками. Зубчатая линия не изогнута (рис. 3, *2*). Число зубцов 29, 30. V пара ног самца «утолщенного» типа. Отношение ширины к длине 1-го и 2-го члеников экзоподита левой ноги — 1—2,5. Левый эндоподит заходит за середину 2-го членика экзоподита (рис. 4, *2*).

Распространение (по В. А. Яшнову, 1955) — южная половина Баренцева моря, вдоль берегов Норвегии, Северное море и северная Атлантика.

C. helgolandicus (Claus) (Северная Атлантика, э/с «Михаил Ломоносов», станция 102). Длина: ♀ 2,7—3,4 *мм*, средняя по 29 самкам 3,12 *мм*; ♂ 2,8—3,2 *мм*, средняя по 5 самцам — 3,06 *мм*.

Общая форма тела несколько отличается от формы тела двух предыдущих видов большей стройностью (рис.1, *1*). Головной конец тела с плавным треугольным выступом (рис. 2, *2*). Генитальный сегмент абдомена с хорошо выраженным вентральным выступом (при рассматривании сбоку), вследствие чего спинной и брюшной края сегмента не параллельны, как у предыдущего вида (рис. 2, *6*). Зубчатая пластинка самки весьма характерная (рис. 3, *3*): зубцы с более или менее параллельными краями, относительно мелкие, в середине линии имеется сильный изгиб; дистальная часть пластинки с часто сидящими удлиненными зубцами. Промежутки между зубцами имеются только в средней части линии — они не плоские, а закругленные. Число зубцов — 28 (по В. А. Яшнову, наибольшее число особей этого вида из Северного моря имело 28—33 зубца).

V пара ног самца «утолщенного» типа, т. е. с отношением ширины к длине 1-го и 2-го члеников экзоподита левой ноги равным 1 : 2,5. Левый эндоподит доходит до дистальной границы первой трети 2-го членика экзоподита этой же ноги (рис. 4, *3*).

Распространение. Южная половина Северного моря, Северная Атлантика (вероятно, до широты Гибралтара), Средиземное и Черное моря (в последнем, по В. А. Яшнову, обитает особый вариетет — C. helgolandicus var. ponticus Jaschnov).

C. pacificus Brodsky (исследованы особи из Японского, Желтого морей и северной части Тихого океана). Рассмотрим отдельные популяции и варифтеты.

C. pacificus var. oceanicus v. n. (Северная часть Тихого океана, станция 662, 1953 г.).

Длина: ♀ 2,8—3,2 *мм*, средняя по 21 самке — 3,06 *мм*; ♂ 2,8—3,1 *мм*, средняя по 13 самцам — 2,93 *мм*.

Самки несколько более коренасты, чем у C. helgolandicus (рис. 1, *3*). Головной конец плавно закруглен, почти без выступа (рис. 2, *3*).

Генитальный сегмент абдомена при рассматривании сбоку больше похож по форме на таковой же C. finmarchicus, чем C. helgolandicus. Последний торакальный сегмент с небольшими, слегка расходящимися выступами (рис. 2, *9*). Зубчатая пластинка самки весьма характерного строения (рис. 3, *4*). Зубцы длинные, с почти параллельными краями, сидят часто. В средней части линии имеется хорошо выраженный изгиб, в дистальной части зубцы направлены к дистальной части ноги. Число зубцов большое (32—39).

V пара ног самца «тонкого» типа, т. е. членики экзоподита левой ноги более тонкие и удлиненные, чем у C. helgolandicus и C. finmarchicus. Отношение ширины к длине 1-го и 2-го члеников экзоподита левой ноги равно 1 : 3,5. Эндоподит слегка не доходит до дистального края 1-го членика экзоподита этой же ноги, а если и заходит за этот край, то очень немного (рис. 4, *4*).

C. pacificus var. japonicus v. n. (Татарский пролив, у берегов Сахалина, Курило-Сахалинская экспедиция, 1949 г.).

Длина: ♀ 2,7—3,1 *мм*, средняя по 18 самкам — 2,76 *мм*; ♂ 2,6—2,8 *мм*, средняя по 14 самцам — 2,67 *мм*.

Форма тела самки несколько отличается от таковой C. pacificus из Тихого океана; при рассматривании сверху она несколько более каплевидной формы (рис. 1, *5*); сбоку видно, что головной конец тела не имеет выступа, а плавно закруглен (рис. 1, *6*). Последний торакальный сегмент с короткими расходящимися углами, если смотреть на самку сверху. Зубчатая пластинка с острыми, плотно сидящими без промежутков зубцами. В средней части линии имеется сильный изгиб, в некоторых случаях зубцы видны с вершин (рис. 3, *5*). Для демонстрации степени изменчивости строения зубчатой пластинки даем рисунки пластинки 4 экз. самок описываемой популяции (рис. 3, *5—8*). Число зубцов 22—29. V пара ног самца «тонкого» типа (рис. 4, *5*), отношение ширины к длине 1-го и 2-го члеников левого экзоподита — 1 : 4,5. Левый эндоподит короче 1-го членика экзоподита.

Мы полагаем, что описанная популяция представляет собой типичную форму C. pacificus.

C. pacificus var. japonicus v. n. (Амурский залив, бухта Сидими, станция 314; залив Посьет, станция 309; бухта Мелководная, станция 315, 1937 г.). Популяция из указанного выше района не отличается от особей из Татарского пролива, тип строения зубчатой пластинки тот же (рис. 3, *9*).

C. pacificus v.? (Циндао, Желтое море, станция 3, Стрелков, 1957).

Длина: ♀ 2,4—3,2 *мм*, средняя по 14 самкам — 2,67 *мм*; ♂ 2,6—2,7 *мм*, средняя по 2 самцам — 2,65 *мм*.

Форма тела самки имеет некоторые отличия от самок из Японского моря, а именно: при рассматривании сверху виден явственный выступ на переднем конце тела (рис. 1, *7*), заметен он и сбоку (рис. 1, *8*). Задние углы последнего торакального сегмента короткие и расходящиеся. Антеннулы несколько короче, чем у других популяций, они по длине, в согнутом состоянии не превосходят длину тела, а равны ей. Зубчатая пластинка (рис. 3, *10*) с острыми треугольными зубцами, сидящими без

промежутков: в средней части зубчатой линии, вернее в дистальной трети, заметен изгиб; дистальные зубцы более длинные и направлены дистально. Число зубцов невелико: 18—21. V пара ног самца не отличается от описанной для формы из открытой части Тихого океана (C. pacificus v. oceanicus).

Распространение C. pacificus ограничено северной частью Тихого океана (на юге этот вид встречается до северной фронтальной зоны Куро-Сио), южной частью Охотского моря, Японским морем, кроме его северной части, Желтым морем и северной частью Китайского моря.

C. australis Brodsky sp. n. Не повторяя краткого описания этого вида, данного выше, приведем только отличия разных его форм.

К югу от Тасмании, станция 77, Британско-Австрало-Ново-Зеландской Антарктической исследовательской экспедиции. По В. Ферворту (C. finmarchicus). Размер ♀ — 2,97 *мм.* Самка несколько отличается от самки из новозеландских вод более суживающейся передней частью тела (Vervoort, 1957, рис. 1,*в*), при рассматривании сбоку голова полого закруглена без выступа (Vervoort, 1957, рис. 1,*a*) задние углы последнего торакального сегмента вытянуты и несколько сближены. Генитальный сегмент с явственно заметным вентральным выступом. Зубчатая пластинка с треугольными, с острой вершиной зубцами. Число зубцов — 15—17 (Vervoort, 1957, рис. 1,*d*).

Самец не найден.

C. australis v. pacificus v. n. (Воды Новой Зеландии; пролив Кука, станция 353 дизельэлектрохода «Обь»). Длина: ♀ 2,5—34 *мм*, средняя по 56 самкам — 2,92 *мм*; ♂ 2,8—3,3 *мм*, средняя по 22 самцам — 3,16 *мм.*

Форма тела самки, по сравнению с особями тасманской популяции, отличается большей эллиптичностью (рис. 1, *9*), сбоку выступа на переднем конце тела не заметно (рис. 2, *3*). Зубчатая пластинка типичного строения, охарактеризованного при описании вида. Число зубцов — 22 (рис. 3, *13*).

Дистальные зубцы несколько крупнее (шире) проксимальных. V пара ног самца типичного строения (рис. 4, *6*), «тонкого» типа. Отношение ширины к длине 1-го членика экзоподита левой ноги 1 : 3,2; второго — 1 : 4.

C. australis v. pacificus v. n. (Тихий океан у берегов Чили, станции 448, 449 и 450 дизельэлектрохода «Обь»).

Длина: ♀ 2,5—3,4 *мм*, средняя по 25 самкам — 2,91 *мм*; ♂ 3,1—3,3 *мм,* средняя по 4 самцам — 3,21 *мм.*

Отличий от типичной формы из новозеландских вод не обнаружено. Зубчатая пластинка (рис. 3, *11*) с 15, 19 и 22 зубцами. На рис. 3, *11* явственно видны более крупные размеры дистальных зубцов. V пара ног самца тоже типичного строения, только относительно несколько длиннее эндоподит левой ноги (рис. 4, *7*) и несколько короче 2-й членик экзоподита левой ноги: отношение ширины к длине этого членика 1 : 3,1, а у 1-го 1 : 3,2.

C. australis v. atlanticus v. n. (Атлантический океан у берегов Аргентины, станция 483 дизельэлектрохода «Обь»). Некоторые отличия заключаются только в строении 1-го членика экзоподита левой ноги V пары ног самца. А именно: у двух имевшихся в наших сборах самцов на этом членике заметна деформация в проксимальной части членика (рис. 4, *8*). Не исключена возможность, что это может быть уродством или артефактом.

C. australis v. atlanticus v. n. (Атлантический океан, у Ла-Платы, станция 484 дизельэлектрохода «Обь»).

Длина: ♀ 2,7—3,0 *мм*, средняя по 9 самкам — 2,88 *мм*; ♂ 2,7—3,1 *мм,* средняя по 7 самцам — 2,91 *мм.*

Форма тела самки более стройная (рис. 1, *11*), чем у особей популяции из новозеландских вод. Профиль головного конца тела (рис. 1, *12*) такой же. Последний торакальный сегмент (рис. 2, *11*) несколько уже. Зубчатая пластинка типичного строения с 19—20 зубцами (рис. 3, *14*). V пара ног самца также типичного строения (рис. 4, *9*). Отношение ширины к длине 1-го и 2-го члеников экзоподита левой ноги V пары ног — 1 : 3,5 и 1 : 3,1.

Распространение C. australis. Умеренная зона южного полушария в Тихом и в Атлантическом океанах.

C. chilensis Brodsky sp. n. Сравниваем две популяции: из района Вальпараисо (*а*), и Талькауано (*б*). Отличия в строении тела самки и V пары ног самца крайне незначительны (рис. 4, *10, 11*). Отношение ширины к длине 1-го и 2-го члеников левого экзоподита V пары ног самца для (*а*) — 1 : 2,3 и 1 : 2,5, для (*б*) — 1 : 2,5 и 1 : 2,75. У популяции (*а*) несколько длиннее левый эндоподит. Длина (*а*): ♀ 2,6—33 *мм*, средняя по 36 самкам — 3,04 *мм*, ♂ 2,7—3,1, средняя по 27 самцам — 2,93 *мм*; (*б*): ♀ — 3,4—3,6 *мм*, средняя по 2 самкам — 3,5 *мм*; ♂ 2,8—3,1 *мм*, средняя по 4 самкам — 2,95 *мм*.

Распространение (как и указано выше) — только тихоокеанский берег Южной Америки между широтами 33° и 36°40′ ю. ш.

Приведенные выше сравнения различных популяций и форм разных видов, сделанные по возможности по одним и тем же признакам позволяют нам сделать некоторые обобщения.

1. C. finmarchicus и C. glacialis — два близких, но различных вида.
2. C. helgolandicus — несомненно отличный от C. finmarchicus вид.
3. C. helgolandicus, C. pacificus, C. australis и C. chilensis представляют собой группу очень близких видов с биполярным распространением.

Оставляя в стороне вопрос о C. glacialis, C. finmarchicus и C. helgolandicus, так как он освещен в статьях В. А. Яшнова (1955, 1957, 1958), считаем необходимым подчеркнуть наличие значительной изменчивости у C. pacificus, который в пределах одного и того же вида может быть разделен на варнететы или формы а) открытого океана, б) Японского моря и в) Желтого моря. C. australis может быть разделен (внутри вида) на две формы а) Индийского и Тихого океанов и б) Атлантического океана. C. chilensis, по имеющимся в настоящее время материалам, представляет собой монолитный вид, внутри которого не могут пока быть выделены различные формы. Полагаем, что указанные выше формы представляют собой географические локальные расы, некоторые из которых, в частности форма Тихого океана — C. pacificus var. oceanicus, может быть, и заслуживает выделения в особый вид, так как особи этой формы имеют постоянные признаки, а именно: специфический характер зубчатой пластинки на V паре ног самки, число зубцов не менее 30 (31—39), эндоподит левой ноги V пары ног самца достигает дистального края 2-го членика экзоподита или слегка заходит за этот край. Но это вопрос будущих исследований и мы его оставляем пока открытым, хотя промежуточных форм между японским и тихоокеанским варнететами C. pacificus мы не нашли. Существенно, что наиболее многообразны виды северной части Тихого океана, как и вообще северного полушария, а не южного с его мощным кольцевым течением западных ветров.

Все перечисленные выше виды и формы естественно отличаются определенными признаками, которые для удобства обозрения представим в виде определительной таблицы.

К сожалению, пока определение необходимо будет производить, имея взрослых самок и самцов, в дальнейшем, очевидно, будут найдены признаки, которые позволят сделать отдельные таблицы для самцов и самок, а вероятно, и V стадии.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ C. GLACIALIS, C. FINMARCHICUS, C. HELGOLANDICUS, C. PACIFICUS, C. AUSTRALIS, C CHILENSIS И ВАРИЕТЕТОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ (САМКИ И САМЦЫ)

1(2). Зубчатый край 1-го членика базиподита V пары ног самки без изгиба, край ровный или слегка выпуклый. Эндоподит левой ноги V пары ног самца заходит за половину длины 2-го членика экзоподита этой же ноги. . . . . . C. **finmarchicus** (Gunner)

2(1). Зубчатый край вогнутый; эндоподит короче, не заходит за середину 2-го членика экзоподита.

3(8). Левая нога V пары самца «утолщенного» типа, отношение ширины к длине у 1-го и 2-го члеников экзоподита не более 1 : 2,75, обычно — 1 : 2,5.

4(5). Число зубцов на крае базиподита V пары ног самки невелико, не более 20; зубцы треугольные, задние углы последнего торакального сегмента самки при рассматривании сверху — короткие, расходящиеся. . . . . . . **C. chilensis** Brodsky sp. n.

5(4). Число зубцов более 20, зубцы с более или менее параллельными краями, не треугольные.

6(7). Передний конец тела самки плавно закруглен, нет и следа выступа; особи крупные (♀ 4,3—5,3 *мм*). Зубцы на базиподите V пары ног самки с закругленными вершинами, короткие. . . . . **C. glacialis** Jaschnov

7(6). Передний конец тела с выступом, особи мельче (♀ 2,7—3,6 *мм*). Зубцы более острые и длинные. . **C. helgolandicus** (Claus)

8(3). Левая нога V пары самца «тонкого» типа, отношение ширины к длине у 1-го и 2-го члеников экзоподита более 1 : 3,0, обычно — 1 : 3,2—1 : 3,5.

9(12). Зубчатый край базиподита V пары ног самки с относительно немногочисленными зубцами (15—22), треугольной формы, особенно в дистальной части зубчатого края. Эндоподит левой ноги V пары самца всегда длиннее 1-го членика экзоподита этой же ноги. . . . . . . **C. australis** Brodsky sp. n.

10(11). Самка стройная, отношение ширины к длине цефалоторакса 1 : 3,2; 1 : 3,3 (Атлантический океан). . . . . **C. australis** v. atlanticus Brodsky v. n.

11(10). Самка более коренастая, отношение ширины к длине цефалоторакса равно 1 : 3,0 или менее (Тихий океан). . . . . **C. australis** v. pacificus Brodsky v. n.

12(9). Зубчатый край базиподита V пары ног самки с многочисленными зубцами (более 22), зубцы не треугольной формы, с более или менее параллельными краями, в дистальной части зубцы сближены и удлинены. Эндоподит левой ноги V пары самца или короче 1-го членика экзоподита этой же ноги или, если заходит за дистальный край членика, то тогда число зубцов не менее 30 . . . . **C. pacificus** Brodsky

13(14). Зубчатый край с многочисленными зубцами (31—39), эндоподит достигает дистального края 1-го членика экзоподита, а если заходит за этот край, то незначительно. . . . . **C. pacificus** v. oceanicus v. n.

14(13). Зубчатый край с числом зубцов менее 30, эндоподит короче 1-го членика экзоподита. . . . **C. pacificus** v. japonicus v. n.

Как видно из таблицы, C. finmarchicus крупнее C. helgolandicus, а из группы видов C. pacificus, C. australis и C. chilensis наиболее крупным является C. chilensis, превосходящий по длине и C. helgolandicus из северной Атлантики. Из вариететов, или форм C. pacificus больше по

Размеры всех форм, приведенных для определения, сведены в таблицу.

Вид или вариетет	Средн. длина ♀ в *мм*	Колич. измеренных особей	Средн. длина ♂ в *мм*	Колич. измеренных особей
C. glacialis	5,05	30	5,0	1
C. finmarchicus	3,73	24	3,42	28
C. helgolandicus	3,12	29	3,06	5
C. pacificus v. oceanicus	3,06	21	2,93	13
C. pacificus v. japonicus	2,76	18	2,67	14
C. pacificus v.? (Циндао)	2,67	14	2,65	2
C. australis v. pacificus	2,95	56	3,16	22
C. australis v. atlanticus	2,94	22	3 05	12
C. chilensis	3,16	28	2,94	31

размерам — форма открытого океана — C. pacificus v. oceanicus. Кстати, эта форма отличается от C. p. japonicus и окраской. Нам приходилось наблюдать обе формы в живом состоянии, и в то время как C. p. v. japonicus бесцветный, с ярко красными полосками в месте сочленения члеников цефалоторакса, C. p. oceanicus голубого цвета, и, когда его много в пробе, вся проба приобретает голубую окраску (Бродский, 1955).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ НОВЫХ И БЛИЗКИХ ВИДОВ

Данные по распространению рассматриваемых в статье видов суммированы на карте (рис. 5), которая дает наглядное представление о сплошном заселении вод высоких и умеренных широт северного полушария видами C. glacialis, C. finmarchicus, C. helgolandicus и C. pacificus. В соответствии с конфигурацией материков, создающей известную обособленность вод северной части Атлантики и Тихого океана, в умеренных широтах этого полушария виды не образуют сплошного поясного распространения, а эндемичны для каждого океана. В южном полушарии виды, близкие к видам умеренных широт северного полушария, т. е. C. australis и C chilensis, встречены только у берегов южноамериканского материка, у Новой Зеландии и Тасмании. Один вид из двух (C. australis) встречен как в Тихом, так и в Атлантическом океанах, что, вероятно, объясняется отсутствием преград в умеренных широтах южного полушария в виде материков.

Существенно подчеркнуть, что наиболее близки южные виды C. australis и C. chilensis к видам умеренных широт северного полушария, т. е. к C. helgolandicus и C. pacificus. Значительно дальше отстоят виды более высоких широт: C. glacialis и C. finmarchicus. В высоких широтах южного полушария массовыми видами из рода Calanus являются виды, относительно далеко отстоящие от C. australis и C. chilensis, а именно: C. propinquus, C. simillimus и Calanoides acutus.

Судя по распространению рассматриваемых видов рода Calanus, можно полагать, что виды южного полушария C. australis и C. chilensis представляют собой «дериваты» фауны северного полушария и C. australis очевидно, стоит ближе всего к C. pacificus, т. е. к виду северотихоокеанскому. Аналогичное явление представляет и близость C. tonsus (вид южного полушария) к северо-тихоокеанскому C. plumchrus.

Следовательно, можно высказать предположение, что южные формы суть «дериваты» не вообще фауны умеренных широт северного полушария, а умеренных широт северной части Тихого океана. Несколько сложнее вопрос с C. chilensis, занимающего очень ограниченный ареал у берегов Чили, который по некоторым признакам (например, строение V пары ног самца) ближе к C. helgolandicus, чем к C. pacificus.

В тропической зоне такие виды, как C. plumchrus, C. tonsus, C. helgolandicus, C. pacificus, C. australis и C. chilensis до сих пор не обнаружены, и есть основания считать эти перечисленные близкие (попарно)

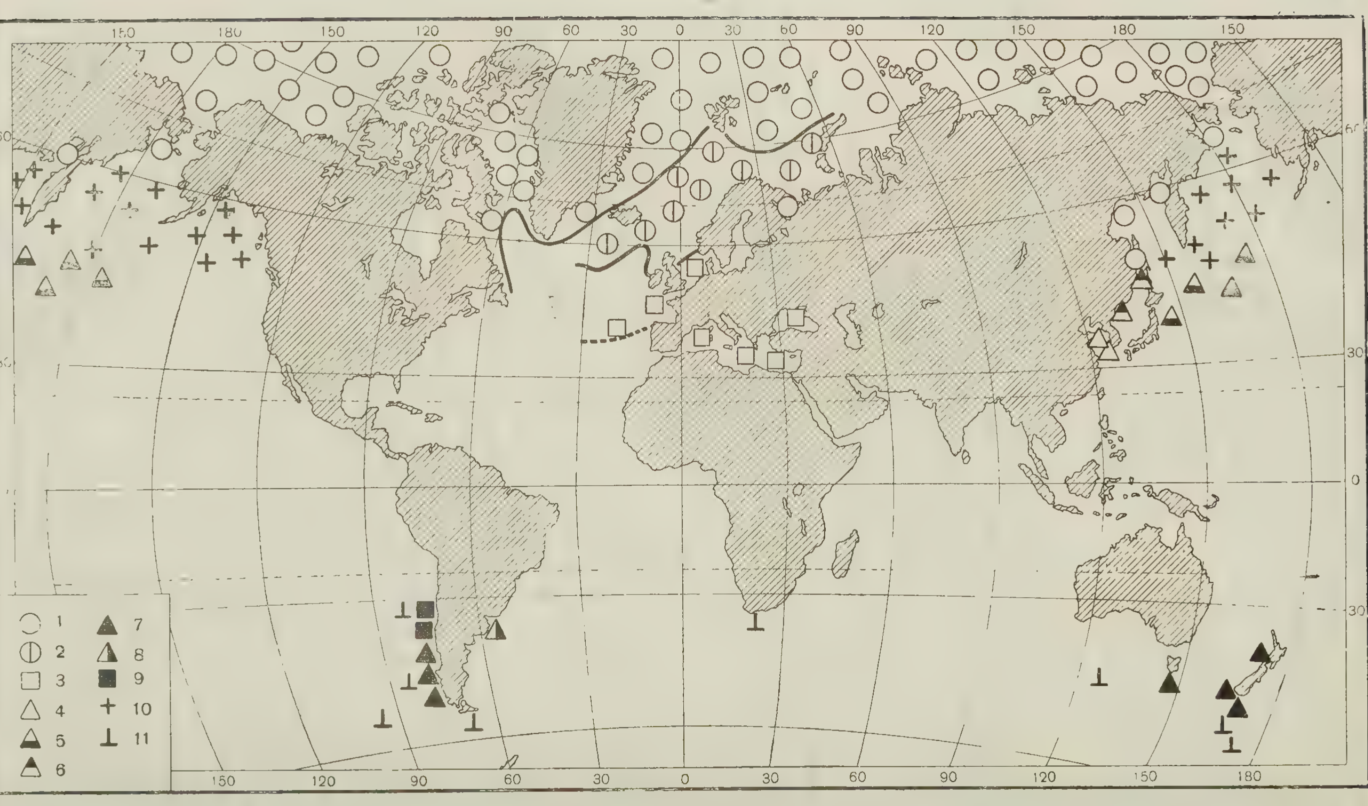


Рис. 5. Распространение некоторых видов рода Calanus

1 — C. glacialis, *2* — C. finmarchicus, *3*—C. helgolandicus, *4* — C. pacificus, *5* — C. pacificus v. oceanicus, *6* — C. pacificus v. japonicus, *7* — C. australis v. pacificus, *8* — C. australis v. atlanticus, *9* — C. chilensis, *10* — C. plumchrus, *11* — C. tonsus.

Границы распространения C. glacialis, C. finmarchicus и C. helgolandicus в Северной Атлантике даны по В. А. Яшнову (1957)

виды биполярными, т. е. объяснить их антитропическое распространение гипотезой Л. С. Берга (1920), а именно тем, что в ледниковое время похолодание коснулось не только арктических и умеренных широт, но и тропиков, что позволило ряду форм проникнуть из одного полушария в другое. До сих пор примерами биполярных ареалов служили ареалы рыб, водных млекопитающих и донных беспозвоночных, и не было установленных фактов биполярного распространения пелагических планктонных копепод.

Рядом авторов (см. по этому вопросу Бродский, 1957) отрицался эндемизм океанических Calanoida, и многие виды этой группы считались космополитами, ибо допускалось проникновение холодноводных видов Calanoida из одного полушария в другое по глубинам. Сравнение фауны Calanoida северной части Тихого океана с фауной северной Атлантики позволило установить целый ряд эндемиков для обоих названных районов, причем не только в поверхностных водах, но и в глубинных (Бродский, 1950). Были найдены и новые эндемичные виды для отдельных районов океанов (Johnson, 1938; Bowman, 1956).

Однако для южного полушария многие планктонологи указывали наличие ряда видов умеренных широт северного полушария, в том числе C. tonsus, C. finmarchicus и C. helgolandicus. Сравнение особей этих видов из южного и северного полушарий, сделанное по отношению к C. toisus Танака, а по отношению к другим видам нами, показало, что в обоих полушариях обитают близкие, но различные виды, эндемичные для каждого полушария. Тем отвергается версия проникновения в настоящее время этих форм из одного полушария в другое с течениями, и наиболее вероятным представляется расселение исходной формы в ледниковое время с последующей дивергенцией до степени самостоятельных видов.

Существенно отметить, что биполярные виды приурочены, как и было указано выше, только к умеренной зоне, т. е. в северном полушарии это бореальные и северотихоокеанские виды, а в южном — нотальные. Однако в пределах этих зон биполярные виды занимают наиболее тепловодные районы и заходят в субтропическую зону. Эта особенность в распространении биполярных видов хорошо согласуется с точкой зрения А. Н. Световидова, что «биполярное распространение имеют в основном не субарктические и даже не бореальные морские организмы, а бореосубтропические и субтропические» (Световидов, 1949, стр. 52). Это справедливо по отношению к парам видов: C. pacificus и C. australis, C. helgilandicus и C. chilensis и отчасти справедливо по отношению к C. plumchrus и C. tonsus.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя некоторые итоги, мы должны охарактеризовать виды C. glacialis, C. finmarchicus, C. helgolandicus, C. pacificus, C. australis и C. chilensis как самостоятельные, обладающие морфологическими отличиями [3], занимающие каждый свой ареал и имеющие различную экологию. Виды эти весьма близки друг к другу и, очевидно, правильно название надвида C. finmarchicus (Яшнов, 1958), куда, естественно, кроме названных, цитированных автором видов северного полушария, следует включить C. australis и C. chilensis из южного. Все эти виды филогенетически должны рассматриваться как имеющие единое происхождение.

Судя по морфологической близости, указанные виды следует считать молодыми, т. е. недавно разошедшимися в результате проникнове-

---

[3] Мы рассматривали только некоторые диагностические признаки; по всей вероятности, детальное исследование морфологии этих видов прибавит еще много новых отличительных признаков.

ния в различные географические районы. Иначе говоря, виды C. finmarchicus s. l. есть результат широко распространенного процесса географического видообразования, имеющего место не только среди организмов суши или дна моря, но и поверхностных слоев воды океанов, которые представляют достаточно специфические условия для возникновения эндемичных форм и видов даже в соседних участках океанов или, точнее, в разных водных массах.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Л. С., 1920. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха, Изв. Акад. наук (VI), XIV.

Бродский К. А., 1938. К экологии и морфологии веслоногого рачка Calanus tonsus дальневосточных морей, Докл. АН СССР, т. XXI, № 1—2.— 1948. Свободноживущие веслоногие рачки (Copepoda) Японского моря, Изв. Тихоокеанск. ин-та рыбн. х-ва и океаногр., т. 26.— 1950. Веслоногие рачки Calanoida дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна, Определитель по фауне, Изд. Зоол. ин-та АН СССР, № 35.— 1955. Планктон северо-западной части Куро Сио и прикурильских вод Тихого океана, Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. XVIII.— 1957. Фауна веслоногих рачков (Calanoida) и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод, Зоол. инст. АН СССР, М.— Л.

Световидов А. Н., 1949. Об особенностях некоторых биполярных ареалов морских рыб и о причинах, их обусловивших, Изв. Всес. геогр. о-ва, т. LXXXI, № 1.

Яшнов В. А., 1955. Морфология, распространение и систематика Calanus finmarchicus s. l., Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 6.— 1957. Сравнительная морфология видов Calanus finmarchicus s, l., там же, т. XXXVI, вып. 2.— 1958. Происхождение видов Calanus finmarchicus s. l., там же, т. XXXVII, вып. 6.

Bowman T. E., 1956. A new Copepod of the genus Calanus from the Northeastern Pacific with notes on Calanus tenuicornis Dana, Pacific Sci., No. 9(4).

Cleve P. T., 1905 (1904). The plankton of the South African seas, Marine invest. in South Africa, Cape Town, vol. III.

Dakin W. J. and Colefax A. N., 1940. The plankton of the Australian coastal waters of New South Wales. Publ. Univ. Sydney Dept. Zool. Mongr. I.

Farran G. P., 1929. Copepoda in: British Antarctic («Terra Nova») Expedition, 1910. Nat. Hist. Rep. VIII, No. 3, British Museum (Nat. Hist.).

Johnson M. W., 1938. Concerning the Copepod Eucalanus elongatus Dana and its Varieties in the North-East Pacific, Bull. Scripps Inst. Oceanogr. La Jolla, Tech. Ser. IV, No. 6.

Marukawa H., 1921. Plankton list and some new species of Copepoda from the northern waters of Japan, Bull. l'Inst. Oceanogr., No. 384.

Sars G. O., 1901. An account of the Crustacea of Norway, 4.

Tanaka O., 1956. Further note on Calanus tonsus Brady in Japanese waters, J. Oceanogr. Soc. Japan, vol. 12, No. 2.

Vervoort, W., 1957. Copepods from Antarctic and Sub-Antarctic plankton samples, Brit. Austr. New Zool. Antarctic Research Exp. 1929—1931, Rep.-Ser. B. vol. III.

ON PHYLOGENETIC RELATIONS OF SOME CALANUS (COPEPODA) SPECIES OF NORTHERN AND SOUTHERN HEMISPHERES

K. A. BRODSKY

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The comparison of the Calanus species of the Northern Hemisphere [C. glacialis Jaschnov, C. finmarchicus (Gunner), C. helgolandicus (Claus) and C. pacificus Brodsky] with these of the Southern Hemisphere: C. australis Brodsky and C. chilensis Brodsky, based on their morphology and distribution, made the author draw the conclusion that all above mentioned species are distinct species. The opinion is confirmed not only by their morphology but also by their different specific areas. The species of the Southern Hemisphere regarded early by Farran, 1929, Dakin and Colefax, 1940, Vervoort, 1957 and others as C. finmarchicus or C. helgolandicus are allied but different species endemic only for the Southern Hemisphere which make with the northern species the group of

bipolar or antitropic species. Probable origin of southern species is the Northern Hemisphere where the species of C. finmarchicus s. l. group are spread over both high and moderate latitudes.

The study of differentiation of mentioned species shows that C. pacificus has more different forms or varieties, than other species. The author thinks that this corresponds to more different ecological conditions in the Northern part of the Pacific and its seas. C. australis has a circumpolar distribution in moderate latitudes of the Southern Hemisphere, dwelling in warm water areas of the southern moderate zone of Tasmania, New-Zealand and South America. C. chilensis was found only of Chile and it was absent in the area occupied by C. australis. In the paper presented there is given an identification key to above mentioned six species from both Hemispheres, as well as that to forms or varietes.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1959, том XXXVIII, вып. 10

ВНУТРИВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ У ХИЩНЫХ ЛИЧИНОК КОМАРОВ ПОДСЕМЕЙСТВА CHAOBORINAE (DIPTERA, CULICIDAE)

СООБЩЕНИЕ 2. О ВОЗМОЖНОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ ОСТРОТЫ ВНУТРИВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК

А. С. МОНЧАДСКИЙ и *А. Н. БЕРЗИНА*

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

В предыдущем сообщении (Мончадский, 1959) была экспериментально установлена для личинок Cryophila lapponica Mart., Mochlonyx culiciformis De Geer и Chaoborus crystallinus De Geer тесная зависимость остроты и напряженности внутривидовых отношений от глубины и степени совершенства их приспособления к пелагическому образу жизни при хищном типе питания. Внутривидовые отношения проявляются у них в форме каннибализма. Наиболее остры они у Cryophila lapponica, личинки которых непрозрачны и находятся в постоянном движении; наиболее смягчены они у прозрачных и неподвижных личинок Chaoborus crystallinus, а личинки непрозрачных, но неподвижных Mochlonyx culiciformis занимают промежуточное положение. Встает вопрос, каков характер приспособлений, связанных с актом схватывания личинками добычи и тем самым имеющих наибольшее значение для определения степени остроты внутривидовых отношений. Если реакция схватывания добычи имеет характер безусловного рефлекса, т. е. личинка действительно схватывает любой движущийся поблизости от нее объект, то ожидать каких-либо изменений остроты этих отношений в процессе индивидуального развития не приходится. Эти отношения могут изменяться только в процессе эволюции вида, параллельно изменениям глубины приспособления к общим условиям существования личинок. Если же реакция схватывания добычи в какой-то мере является актом условнорефлекторного характера, то теоретически можно ожидать, что внутривидовые отношения могут изменяться в процессе индивидуального развития отдельных особей, популяций или поколений, в зависимости от изменений в окружающей среде.

С подобным случаем изменения степени остроты внутривидовых отношений нам пришлось встретиться при проведении опытов с личинками весеннего поколения Mochlonyx culiciformis. Дело в том, что в 1958 г. весна в Карелии, где проводилась работа, отличалась низкими температурами, неоднократным возвратом холодов с выпадением снега. Так, в середине 1-й декады июня в течение суток бушевал буран, после которого снег таял около 3 дней. Поэтому при общем запоздании в среднем на 3 недели всех фенологических явлений в природе, выход из перезимовавших яиц личинок I стадии M. culiciformis был очень растянут. Он длился около месяца, но происходил не равномерно, а тремя последовательными волнами. Последнее дало возможность ставить повторные серии опытов с личинками этого вида. К нашему крайнему изумлению

результаты последней серии опытов кардинально отличались от результатов первой серии (Мончадский, 1959).

Казалось, что все вытекающие из проведенных экспериментов выводы рухнули как карточный домик, и вопрос, казавшийся в общих чертах разрешенным, был еще более далек от разрешения, чем при начале работы. Полученные факты требовали объяснения.

Суммарные результаты опытов по совместному содержанию личинок Mochlonyx culiciformis De Geer весеннего поколения по периодам вылупления из яиц (Пряжинский район Карельской АССР, 1958 г.)

Периоды		Без питания					С питанием				
		колич. опытов	колич. особей	осталось в живых	съедено	погибло от других причин	колич. опытов	колич. особей	осталось в живых	съедено	погибло от других причин
I	19—30.V	20	200	65* / 32,5	126 / 63	9 / 4,5	20	200	139 / 69,5	48 / 24	13 / 6,5
II	2—13.VI	28	320	81 / 25,2	78 / 24,8	160 / 50	14	140	50 / 35,7	10 / 7,2	80 / 57,1
	16—18.VI	12	190	19 / 10	15 / 7,9	156 / 82,1	6	70	39 / 55,7	0 / 0	31 / 44,3
III	24—26.VI	13	220	67 / 30	8 / 4	145 / 66	6	80	66 / 82,5	3 / 3,8	11 / 13,7
	24. VI опыт № 205	1	20	7 / 35	7 / 35	6 / 30	—	—	—	—	—

* В числителе — абсолютные числа, в знаменателе — проценты от общего количества подопытных личинок за период.

В таблице даны суммарные результаты всех серий опытов по совместному содержанию личинок весеннего поколения M. culiciformis. Данные расположены в хронологическом порядке по трем периодам выплода личинок из яиц (римские цифры: I — в середине мая, II — в конце мая, III — в середине июня). По каждому периоду объединены все опыты, независимо от стадии и возраста личинок. Из таблицы видно, что в опытах число съеденных личинок уменьшалось с каждым периодом. Если в сериях без питания взаимное поедание личинок первого выплода достигало в среднем 63%, то у личинок второй волны оно снизилось до 24,8%, а у личинок третьей волны упало до 4—8%. То же наблюдалось и в параллельных сериях с питанием. Достаточно большое число подопытных личинок позволило считать эти данные не случайными.

Непосредственные наблюдения за поведением личинок третьей волны выплода показали, что они, в противоположность личинкам первой и отчасти — второй волн выплода, активно не бросаются на движущихся в непосредственной близости от них личинок своего вида и на даваемых им в пищу личинок Aëdes и не схватывают их. Схватывание добычи происходило только в тех редких случаях, когда личинки при движении прямо натыкались на голову другой личинки. Таким образом, личинки, съеденные в опытах III периода, были схвачены случайно. Личинки голодали, постепенно слабели, жировое тело их резорбировалось и в ре-

зультате они гибли в значительно большем числе, чем в опытах I периода, но не схватывали добычу.

Такое резкое изменение поведения личинок Mochlonyx почти полностью снимало напряженные конкурентные отношения, наблюдавшиеся среди личинок I и (в смягченной форме) среди личинок II периода. Допустить, что по каким-то причинам личинки III волны выплода перестали нуждаться в пище или стали вегетарианцами было бы абсурдом. В лесных водоемах они в это время развивались, росли и линяли нормально, тогда как в опытах они явно отставали в росте и давали большой процент смертности. Условия содержания их были такими же, как и личинок двух предыдущих периодов выплода. Поэтому следовало искать какие-то изменения в водоемах, откуда брали личинок для опытов, повлиявшие на их поведение.

Помимо более высокой температуры воды, что вряд ли могло оказать прямое влияние на поведение личинок, значительные изменения претерпело население этих водоемов. В середине мая, ко времени выхода из яиц первых личинок Mochlonyx и Cryophila, водоемы еще не полностью очистились от льда, имели низкую температуру, особенно у еще не оттаявшего дна, и фауна их была очень бедна. Она состояла почти исключительно из молодых личинок различных видов комаров рода Aëdes, в массе вышедших из перезимовавших яиц немного раньше или одновременно с нашими личинками. Единственной пищей для личинок Mochlonyx, не считая собратьев последних, были одновозрастные с ними личинки Aëdes. Последние значительно превосходили их численно и составляли основной фон животного населения лесных водоемов. Ко времени выхода из яиц личинок Mochlonyx II волны, кроме взрослых личинок IV стадии и куколок ранневесенних видов рода Aëdes, в водоемах были молодые личинки поздневесенних видов Aëdes и в планктоне начали появляться различные Cladocera. Численность личинок Aëdes была меньшей, чем ранней весной. Поэтому они составляли основной пищевой фон совместно с дафниями. С течением времени последние численно преобладали все больше и больше. Ко времени выхода из яиц III волны весеннего поколения Mochlonyx, к середине июня, в водоемах остались в небольшом числе только личинки IV стадии поздневесенних видов Aëdes и их куколки, а основной фон составляли развившиеся там в массе дафнии.

Таким образом, личинки весеннего поколения Mochlonyx могли питаться друг другом и, кроме того, личинки I волны выплода — личинками Aëdes, II волны выплода — личинками Aëdes и дафниями, а III волны — только дафниями. При этом в период развития личинок I волны абсолютное преобладание имели личинки Aëdes, а в период III волны — дафнии. В чем же заключаются различия между личинками Aëdes и дафниями для личинок Mochlonyx — хищников с ограниченными зрительными возможностями, позволяющими им различать и схватывать только движущиеся объекты. Если не считать формы тела, данные о способности различения которой личинками Chaoborinae у нас отсутствуют, то основное различие, вполне воспринимаемое личинками, заключается в характере движения. Для дафний характерны всем известные зигзагообразные прыгательные движения в вертикальной плоскости, оправдывающие закрепившееся за ними название водяных блох. Для личинок комаров не менее характерно при спуске с поверхности воды и при обратном подъеме на поверхность направленное по диагонали быстрое движение различной степени крутизны при помощи червеобразно изгибающегося заднего конца тела (Мончадский, 1936). Следует особо отметить, что быстрые движения личинок Mochlonyx в высшей степени сходны с описанными движениями личинок Aëdes и других кровососущих комаров.

Эти различия в характере движений дают возможность найти вероятную причину наблюдавшихся изменений в степени остроты и напряжен-

ности внутривидовых отношений у личинок Mochlonyx последовательных волн выплода. Необходимо только допустить, что акт схватывания добычи у хищных личинок Chaoborinae не принадлежит к категории безусловных рефлексов, которые допускают схватывание любого движущегося в непосредственной близости от них объекта. Если принять, что схватывание добычи принадлежит в какой-то мере к категории условных рефлексов, то его происхождение и выработку можно представить себе следующим образом. У личинок I стадии после выхода из яиц рефлекс схватывания добычи относится к категории безусловных рефлексов. С этим у них, за исключением личинок Cryophila, связано и еще очень слабое развитие органов зрения, в частности сложных глаз. Вполне естественно, что личинки при этом имеют наибольшие шансы схватывать и съедать те виды из доступных им по величине движущихся в воде животных, которые в данное время встречаются в наиболее массовом количестве. Если нет других объектов, они съедают друг друга, чему способствует кучный, а не разбросанный характер яйцекладки самок. При большой прожорливости и скорости переваривания пищи (Мончадский, 1945) схватывание добычи многократно повторяется, в результате чего возникает, на основе индивидуального, массовое приспособление всей популяции к питанию наиболее массовым видом пищи (воспринимаемой личинками), характерной особенностью которой является тип ее движения.

В результате такой индивидуальной адаптации к типу движения в процессе онтогенеза личинок схватывание добычи перестает быть актом безусловно-рефлекторного характера, а становится условным рефлексом. Личинки перестают «замечать» и схватывать любую движущуюся добычу, а «видят» и схватывают только объекты, обладающие типом движения, к которому приспособились молодые личинки вскоре после выхода из яйца. В нашем случае личинки I волны Mochlonyx приспособились к питанию личинками Aëdes, и в силу сходства движения они схватывали и поглощали друг друга; личинки III волны Mochlonyx приспособились к питанию только дафниями и в силу резкого различия их типов движения «не замечали» и не схватывали себе подобных; личинки II волны выплода частично приспособились к питанию личинками Aëdes и соответственно — своими собратьями, частично же — к питанию дафниями. Соответственно этому и изменились у личинок Mochlonyx острота и напряженность внутривидовых отношений.

Высказанное предположение нуждается в экспериментальном подтверждении и исследовании. Это — наша ближайшая очередная задача. Однако и сейчас имеются факты, делающие это предположение весьма вероятным. В 1-м сообщении (Мончадский, 1959) неоднократно упоминалось о закономерно повторявшемся в опытах явлении: о почти полном отсутствии случаев схватывания и поедания личинками куколок как своего, так и чужих видов. Куколки подвижны, беззащитны, более темно пигментированы, т. е. более заметны, чем личинки. В их питательности сомневаться тоже не приходится. Тем не менее в опытах процентное отношение числа съеденных личинок и куколок было соответственно 99,4 и 0,6%. Этот непонятный факт становится легко объяснимым, если принять наше предположение. Приспособление к схватыванию куколок, обладающих очень своеобразным типом движения, немыслимо у личинок младших стадий, особенно у только что вышедших из яйца. Поэтому даже личинки последней стадии, имеющие по своим размерам полную возможность схватить и съесть куколку, не трогают их, так как «не замечают» их типа движения. Такая «неприкосновенность» куколок для хищных личинок имеет большое биологическое значение в сохранении вида в случаях острых внутривидовых отношений.

Другой факт не менее показателен. Он приведен в нижней строке таблицы. 24—26 июня 1958 г. с 240 молодыми личинками IV стадии

Mochlonyx culiciformis было поставлено 14 опытов без питания. Из них в восьми опытах явно случайно было съедено по одной личинке, в 5 опытах не было съедено ни одной. Опыты длились 9—12 суток. Личинки гибли от голода, но не нападали друг на друга. Однако в одном опыте этой серии (№ 205, см. таблицу), в котором совместно содержалось 20 личинок, из них было съедено семь, т. е. почти столько сколько во всех остальных 13 опытах. Одна личинка была съедена на 4-й день, одна — на 7-й, одна — на 8-й, две — на 9-й, одна — на 10-й и одна — на 12-й день от начала опыта. Прямые наблюдения показали, что все они были съедены одной и той же личинкой Mochlonyx, которая уже через неделю после начала опыта стала заметно обгонять в росте всех остальных, а к его концу вдвое превысила их размеры. Когда на 12-й день она съела последнюю личинку и осталась одна, ей для питания были даны 10 крупных дафний. В течение следующих суток ни одна из дафний не была съедена, а личинка окуклилась.

Эта личинка, так же как и все остальные 239 в опытах этой серии, после выплода приспособилась к питанию дафниями т. е. к схватыванию объектов с характерным, особым типом движения, вследствие чего личинки не поедали друг друга. На 4-й день личинка случайно схватила и съела другую, наскочившую на нее при своем движении. На 7-й день эта случайность повторилась, в результате чего, можно предположить, стало вырабатываться приспособление к схватыванию объектов с типом движения, свойственным личинкам Mochlonyx, закрепившееся в течение последующих дней настолько, что предложенные после окончания опыта дафнии не схватывались и не поедались. Путем приспособления произошла смена однотипных условных рефлексов. Случайность стала необходимостью.

Описанные выше опыты открывают путь для дальнейшего экспериментального исследования внутривидовых отношений и их изменений под влиянием рода пищи и, возможно, сравнительного изучения связей между безусловными и условными рефлексами при различной глубине приспособления к окружающей среде.

ЛИТЕРАТУРА

Мончадский А. С., 1936. Личинки комаров (сем. Culicidae) СССР и сопредельных стран. Определитель по фауне СССР, Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 24.— 1945. О механизме пищеварения у личинок Chaoborus (Diptera, Culicidae), Зоол. ж., т. XXIV, вып. 2.— 1959. Внутривидовые отношения у хищных личинок подсемейства Chaoborinae (Diptera, Culicidae), Энтомол. обозр., т. 38, № 3.

INTRASPECIFIC RELATIONS OF PREDACEOUS LARVAE OF THE SUBFAMILY CHAOBORINAE (DIPTERA, CULICIDAE). 2. ON THE ABILITY OF VARIATIONS OF INTRASPECIFIC RELATIONS DURING THE PROCESS OF LARVAL DEVELOPMENT

A. S. MONTCHADSKY and *A. UN. BERZINA*

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

It has been experimentally established that the degree of acuity of intraspecific relations in the larvae of Monchlonyx culiciformis De Geer, expressed in mutual devouring, greatly reduced in spring generation. The larvae of the first hatching wave, without food, devoured as much as 63% of each other, those of the 2nd hatching wave 24.8% and those of the 3d one 4—7.9% (see table 1). The explanation of this phenomenon as well as of nearly complete absence of larvae attacks upon pupae independently on their specific belonging, is given.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

ПОЧВЕННЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ САЛЕХАРДСКИХ ТУНДР И ИЗМЕНЕНИЕ ИХ ГРУППИРОВОК ПОД ВЛИЯНИЕМ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ

И. В. СТЕБАЕВ

Лаборатория почвенной зоологии Института морфологии животных Академии наук СССР (Москва)

ВВЕДЕНИЕ

Предлагаемое исследование является частью обширного плана работ по зоологической характеристике зональных типов почв, проводимых лабораторией почвенной зоологии Института морфологии животных АН СССР им. А. Н. Северцова под руководством М. С. Гилярова.

Полевые работы проводились на Ямальской сельскохозяйственной опытной станции, дирекции и коллективу которой считаем приятным долгом выразить свою искреннюю благодарность за содействие в работе [1].

Экологии почвообитающих животных советской Субарктики посвящено лишь четыре статьи (Тихомиров, 1937; Дадыкин, 1941; Козловская, 1955, 1957), а экологии беспозвоночных вообще — работы В. Ю. Фридолина (1936, 1940) и Н. Я. Кузнецова (1938). Другие энтомологические работы носят фаунистический характер, посвящены непочвообитающим формам и содержат лишь некоторые данные по экологии отдельных видов (Мартынов, 1936; Якобсон, 1898, 1910; Штакельберг, 1944; Cêjka, 1910; Frey, 1900; Lindberg, 1933; Linneniemi, 1933; Münster, 1921; Poppius, 1905, 1909, 1910).

Изучение энтомофауны севера Западной Сибири было начато в 1909 г. сборами на Полярном Урале экспедиции Кузнецовых (Баклунд, 1910,— «Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал 1914—1919»). Сведения о сельскохозяйственных вредителях района имеются у Галахова (1941), а о Elateridae района Салехарда — у А. И. Черепанова (1957). Большинство работ по зарубежным секторам Арктики и Субарктики представляют фаунистические сводки. Обобщенные экологические данные содержатся в обширных работах Линдрота (C. H. Lindroth, 1930) и Вебера (N. A. Weber, 1950), первая из которых посвящена Исландии, а вторая — Аляске. Экологические данные содержатся и в исследованиях по почвообитающим клещами и Apterygota (Hammer, 1937, 1944, 1952; 1953; Jorgenson, 1934; Strenzke, 1955; Weis-Fogh, 1947).

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования производились в окрестностях г. Салехарда с 14 июня по 28 июля 1957 г. Учет почвообитающих беспозвоночных проводился путем ручной разборки проб почвы площадью 0,25 *м*², послойно через каждые 5 *см* до прекращения встречаемости животных, т. е. до 10, а на культурных участках — до 25 *см*, не считая моховой дернины и подстилки. Последние разбирались отдельно. Для предотвращения прогревания почвы во время разборки каждый слой вынимался из ямы весь одновременно, а яма прикрывалась белой клеенкой и мешковиной. Выборка насекомых производилась на листах фанеры пинцетом и эксгаустером. Полученные цифры, особенно

[1] Сбор полевых материалов проводился с помощью студентки Г. П. Коршуновой, помощью в определении почвообитающих животных мы обязаны Т. С. Перель, Е. Ф. Мартыновой, К. В. Арнольди, И. Х. Шаровой, Н. М. Черновой, Е. М. Данциг и Н. П. Кривошеиной. Определение почв (на основании почвенных образцов и описаний разрезов) дано Е. Н. Ивановой. Пользуемся случаем выразить всем этим лицам свою глубокую признательность.

в отношении клещей ногохвосток и червецов, конечно, ниже истинной численности животных, но могут служить для сравнения численности животных в разных условиях. Численность всех животных дается в пересчете на 1 *м*². Всего было взято 70 проб. Кроме того, на каждом участке проводились сборы взрослых фаз насекомых. Несмотря на то, что большинство собранных животных определено лишь до крупных систематических групп, экологическая их характеристика вполне возможна, так как каждая такая группа представлена одним-двумя видами, т. е. экологически более или менее однородна.

После окончания выборки животных ямы углублялись до уровня мерзлоты, а полученные таким образом разрезы описывались и из них послойно брались почвенные образцы. Для контрольного определения глубины залегания мерзлоты выкапывались специальные узкие ямы. Измерение температуры почвы производилось при помощи срочных термометров, отсчеты которых брались одновременно, до изъятия их из почвы.

ЛАНДШАФТНО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА

Район исследования расположен на полярном круге у границы тундры и лесотундры. Его климат, почвы и растительность характерны для Субарктики. Но благодаря тому, что Полярный Урал заслоняет район г. Салехарда от холодных и влажных северо-западных ветров и вследствие того, что материнской породой здесь служат пески и супеси, некоторые характерные для тундр факторы среды (температурные условия теплого периода, физико-химические свойства почв и пр.) выступают здесь в несколько смягченной форме (Берг, 1947; Григорьев, 1946).

Длительность теплого периода в районе г. Салехарда — около 100 дней (15 июня — 18 сентября) [2]. Отрицательные температуры не наблюдаются только в июле (среднемесячная 13°, многолетняя максимальная, 20, 30°). В июне они опускаются до —2, а в августе до —11°. Средние температуры последних месяцев 8,4° и соответственно 11,9°. По нашим наблюдениям, согласующимся с данными других авторов (Григорьев, 1946), температурные условия жизни животных в поверхностном слое мха повсеместно лучше, чем в приземном слое воздуха, но с глубиной, из-за мерзлоты, не опускающейся ниже 1,5, а иногда и 0,25 *м*, резко ухудшаются. Так, по измерениям в 15 час. 18 июня 1957 г. температура на поверхности моховой дернины была 11,1°, во мху на глубине 1,5 *см* 14,5°, под дерниной (5 *см*) 8°, в почве на глубине 10 *см* 6°. Уже на глубине 30—40 *см* почва находилась в мерзлом состоянии. Поэтому даже в середине лета животные в почве часто находятся в состоянии холодового оцепенения.

Влажность воздуха из-за постоянных моросящих дождей (за июнь — август — 128 *мм*) не опускается ниже 70—80%. Влажность почвы и мха почти всегда близка к насыщению. Все это предотвращает гибель беспозвоночных от высыхания, но резко ухудшает условия дыхания в почве (особенно в ее более глубоких частях). Так, по любезно сообщенным Е. И. Ивановой данным, в Воркутских тундрах содержание воздуха в моховой дернине было около 64, а в горизонте A_1 (7—12 *см*) только 9%. В нижней части дернины оно было в три раза меньшим, чем в верхней.

Растительность обширных тундровых пространств района, в которые вкраплены редкие лесные колки, по сравнению с описаниями ее в смежных районах (Андреев, 1935; Городков, 1944; Кузнецов, 1916; Николаева, 1941), может быть отнесена к типу южной западно-сибирской тундры. Почвы этих участков — типичные тундровые, оглеенные, очень редко со следами оподзоливания, и болотные.

Вследствие того, что тундровые участки находятся в районе Салехарда у южной границы своего распространения, а лесные колки находят здесь свой северный предел, наблюдаются резкие колебания условий существования почвенных беспозвоночных по микроландшафтам [3]. В этом отношении обследованная территория широких террас Обско-Полуйской долины может быть разделена на урочища относительно ровной основной поверхности террас и урочища их пологих склонов.

В урочище основной поверхности террас выделяется семь закономерно чередующихся по рельефу фаций (см. рисунок) [4]. Центральные части глубоких ложбин заняты фацией сфагново-осокового болота (Sphagnum medium Limp. Carex magelanica Lam.), а их окраины — фацией сфагнового болота [Sphagnum rubellum Wils, Vaccinium myrtillus L. (sol.) и др.] и фацией гипнового болота [Hypnum Schreberi Mitt., Cetraria nivalis. (cop.$_1$) Rubus chamaemorus L. (sol.)]. Эти фации объединяются в особую группу. Большая часть склонов, разделенных ложбинами низких бугров, входит в фацию кочкарной кустарниковой тундры [Hypnum Schreberi (cop$_1$), Polytrichum sp. (sol.) Cla-

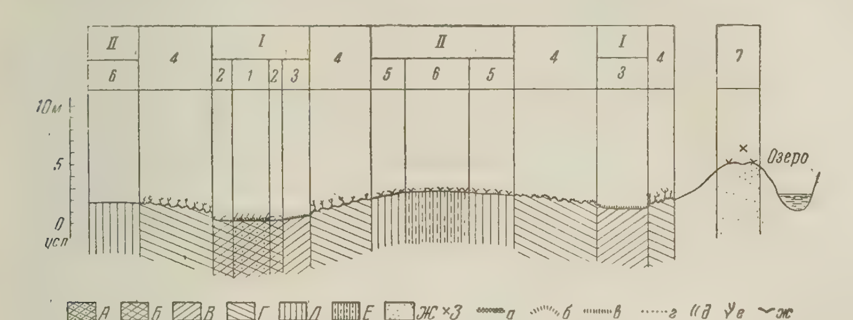
---

[2] Климатические данные для района г. Салехарда почерпнуты из отчетов Ямальской сельскохозяйственной опытной станции, за разрешение воспользоваться которыми мы выражаем благодарность дирекции станции.

[3] В работе используется ландшафтная терминология, разработанная Н. А. Солнцевым (1948).

[4] Некоторые данные о почвенных и других особенностях всех микроландшафтов приведены в следующем разделе.

donia sp. (sol)]. Кочки увенчаны кустами Betula nana L. (cop_1 мест.) и Ledum palustre L. (sol.). Группа фаций кустарничковой тундры занимает верхние части склонов и вершин низких бугров. Растительный покров образован стелющимися кустарничками [Empetrum nigrum L. (cop_2); Arctous alpina Nied. (sol.— cop_1) и Leiseleria procumbens Desv. (sol)]. В фации лишайниково-кустарничковой тундры (на склонах) почва усыпана Cetraria nivalis [(cop_1) Cladonia sp. (sol.)] и дернинками Politrichum sp. (Sol). В фации кустарничковой тундры (на вершинах) почва почти оголена [Cladonia sp. (sp.) Parmeliopsis (sol.)] и лишь местами прикрыта тонкой подстилкой. На вершинах высоких бугров, среди многочисленных котлов выдувания, встречаются лишь отдельные пятна стелющихся кустарничков.



Профиль фаций урочища основной поверхности террас Обско-Полуйской долины в районе г. Салехарда

Фации и их группы: *I* — группа болотных фаций; *1* — фация сфагново-осолового болота, *2* — фация сфагнового болота, *3* — фация гиппового болота, *4* — фация кочкарной кустарниковой тундры; *II* — группа фаций кустарниковой тундры; *5* — фация лишайниково-кустарниковой тундры; *6* — фация кустарничковой тундры; *7* — фация вершин высоких бугров.
Почвы: *А* — сфагново-осоковый торф, *Б* — сфагновый торф, *В* — тундровая заболоченная, *Г* — тундрово-глеевая, с постоянным увлажнением, *Д* — тундрово-глеевая, *Е* — тундрово-глееватая, *Ж* — остаточно-иллювиально-гумусовая, *З* — котел выдувания.
Растения: *а* — Sphagnum medium L.; *б* — Sph. rubellum Wils., *в* — Hypnum sp., *г* — лишайники, *д* — Carex magelanica Lum., *е* — Betula nana L., *ж* — Empetrum nigrum L., Arctorus alpina Nied. и др.

На склонах бугров северной и южной экспозиции наблюдается одинаковое чередование фаций. Отличие состоит в том, что на склонах южной экспозиции границы фаций сдвинуты вниз по склону, а фация кустарниковой тундры занимает меньшие площади, чем на склонах северной экспозиции. В результате этого более высокая увлажненность нижних частей склонов как бы нивелирует влияние южной экспозиции и характер соответствующих фаций на склонах северной и южной экспозиции остается одинаковым.

Склоны террас Обско-Полуйской долины в основном имеют западную экспозицию, т. е. являются ветроударными по отношению к влажным и холодным западным ветрам. Вследствие этого общий характер почв и растительности безлесных участков на этих склонах носит относительно «северный» характер.

В урочище склонов различимы только две фации. Фация мохово-лишайниковой тундры на пологих склонах: Politrichum sp. и Hypnum Schreberi (cop_2) + Certaria nivalis (sol.— cop_1) с угнетенными экземплярами Betula nana и Ledum palustre (sp.). Фация кустарничковой тундры на крутых склонах: Politrichum sp., Hypnum Schreberi, Ptilidium crista-castrensis De-Not. (cop_{1-2}) Betula nana (cop_3), и другие кустарники. Лесные колки располагаются в защищенных от ветра местах на самых крутых склонах и состоят из березы с примесью ели и лиственницы (высота 3—3,5 *м*, полнота 0,2—0,3). Наземный растительный покров не отличим от такового в кустарниковой тундре, почвы глеево-подзолистые.

ОБЩИЙ ХАРАКТЕР ПОЧВЕННОГО НАСЕЛЕНИЯ

Численность животных макрофауны в наиболее распространенных разностях тундровых почв обследованной территории колеблется от 650 до 260 экз. на 1 $м^2$ (см. таблицу), что близко к цифрам, полученным Л. С. Козловской (1957) для бассейна р. Усы. Так как все это население сконцентрировано здесь в слое 0—6 *см*, то можно полагать, что плотность населения в деятельном слое не ниже, чем в таковом не только у северной границы тайги (Козловская, 1957), но и у ее южных пределов (Шилова, 1950, 1951).

Распределение по фациям и культурным участкам общего количества животных и их отдельных групп (количество экземпляров на 1 м²) *

Систематические группы животных	Участки												
	Целинная тундра. Урочища										Культурные участки		
	Урочище основной поверхности террас. Фации и их группы							Урочище склонов					
	Группа болотных фаций			Фация кочкарной кустарниковой тундры	Группа фаций кустарничковой тундры		Фация вершин высоких бугров	Фация моховолишайниковой тундры	Фация кустарниковой тундры	Лесные колки	1—2-й годы освоения, слабо удобренные дерновые	12-й год освоения, хорошо удобренные, картофель (травы)	20-й год освоения, очень хорошо удобренные, огородные культуры
	Фация сфагново-осокового болота	Фация сфагнового болота	Фация гипнового болота		Фация лишайниково-кустарничковой тундры	Фация кустарничковой тундры							
Количество проб по 0,25 м²	4	4	5	6	5	8	4	7	6	4	6	6	5
Всего животных без клещей, ногохвосток и червецов	12,6	52,0	38,6	260,2	559,5	649,4	6,0	185,7	260,9	195,2	101,3	163,8	1641,9** (1926,7)
Lumbricidae***	—	—	—	—	—	2,4	2,0	13,8	5,0	7,0	11,3	6,6	26,6
Dendrobaena octaedra (Sav.)	—	—	—	—	—	—	—	9,8	5,0	—	6,0	—	6,0
Eisenia nordenskiöldi (Eisen)	—	—	—	—	—	2,4	2,0	4,0	—	—	5,3	6,6	20,6
Enchytraeidae	—	—	4,0	110,8	265,5	191,0	—	110,8	115,3	22,0	52,0	51,2	1558,0
Arachnoidea	6,6	32,0	6,6	12,0	7,6	7,0	—	10,3	17,3	2,0	—	—	—
Lithobiidae	—	—	—	2,6	—	7,0	—	1,2	1,3	35,0	—	—	—
Всего **Coleoptera******	4,0	16,0	16,0	56,0	68,0	53,2	4,0	25,6	41,2	84,8	22,0	40,0	32,1
Carabidae	—	2,0	3,2	12,0	29,0	18,0	—	5,2	13,2	26,0	1,2	4,0	14,0
Notiophilus	—	—	—	4,0	18,0	0,8	—	1,2	—	—	—	—	—
Carabus	—	—	—	—	—	—	—	0,6	3,3	—	—	—	—
Bembidion	—	—	—	—	1,0	2,4	—	0,6	—	—	—	3,3	8,0
Agonum	—	—	1,3	—	—	1,6	—	0,6	x *****	5,0	—	—	—
Pterostichus	—	—	1,3	2,0	3,0	1,8	—	0,6	7,3	2,0	—	—	—
Amara	—	—	—	1,0	1,0	1,8	—	0,6	—	2,0	0,6	—	—
Acupalpus	—	—	—	4,0	2,0	4,8	—	—	x	—	—	—	—
Staphylinidae	—	8,0	—	8,0	21,0	16,8	1,0	6,8	15,3	23,0	2,6	10,6	12,9

Silphidae	—	—	—	—	—	—	—	—	x	—	10,0	1,3	5,2
Canthariditae	4,0	—	2,0	—	1,0	—	—	—	1,3	—	—	—	—
Elateridae	—	6,0	9,3	33,0	16,0	14,4	—	10,8	x	—	6,6	2,0	—
Selatosomus sp.	—	—	—	3,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sericus brunneus L.	—	6,0	9,3	—	—	—	—	9,1	—	—	—	—	—
Hypnoidus (rivuarius!)	—	—	—	30,0	16,0	14,4	—	1,7	x	—	6,6	2,0	—
Byrrhidae	—	—	1,3	x	1,0	0,8	—	1,7	10,0	3,0	—	—	—
Curculionidae	—	—	—	2,0	—	1,6	—	—	x	28,5	0,6	21,3	—
Всего Diptera ******	**2,0**	**4,0**	**12,0**	**78,0**	**218,4**	**368,8**	—	**24,0**	**80,0**	**44,4**	**16,0**	**66,0**	**25,2**** **(310,0)**
Всего Nematocera	—	—	5,2	42,0	207,2	360,8	—	18,4	74,8	37,2	5,2	58,0	25,2
Tipulidae	—	—	1,2	15,2	8,0	20,0	—	6,8	35,2	32,0	0,8	—	—
Fungivoridae	—	—	—	12,2	4,0	5,6	—	6,8	0,8	—	—	—	—
Licoriidae	—	—	3,2	1,2	17,2	33,6	—	—	36,0	—	—	—	—
Bibionidae	—	—	—	1,2	176,0	287,2	—	—	—	—	—	—	—
Tendipedidae	—	—	0,8	8,0	1,0	8,8	—	2,8	—	—	4,0	57,2	24,0
Thaumaleidae	—	—	—	—	1,0	2,4	—	1,6	—	—	—	—	—
Heleidae	—	—	—	—	—	3,2	—	—	—	—	—	—	—
Всего Brachycera	2,0	4,0	6,8	36,8	11,2	28,0	—	5,6	6,0	7,2	10,8	8,0	(284,8)**
Tabanidae	—	2,0	0,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Bombyliidae	—	—	—	2,0	2,0	—	—	0,4	—	—	—	—	—
Dolichopodidae	—	—	0,8	24,0	2,0	16,8	—	—	—	—	—	—	—
Cyclorrhapha *******	2,0	2,0	5,0	8,8	5,2	7,2	—	5,2	6,0	5,2	10,8	6,0	(284,8)**
Всего **Acarina**	**34,0**	**48,0**	**14,6**	**1,3**	**8,4**	**3,0**	1,5	**12,0**	**13,3**	**19,0**	**2,4**	**20,0**	**5,2**
Всего **Collembola**	**26,0**	408,0	**69,6**	**54,4**	**27,2**	**54,2**	—	200,4	521,2	313,0	0,7	**43,0**	**237,0**
Onychyuridae	12,0	330,0	42,8	19,2	4,0	7,4	—	150,1	449,3	246,0	0,7	43,0	229,0
Isotomidae	10,0	28,0	24,0	35,2	23,2	46,8	—	43,7	50,6	—	—	—	8,0
Tomoceridae	4,0	—	—	—	—	—	—	4,6	21,3	53,0	—	—	—
Entomobriidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14,0	—	—	—
Sminturidae	—	—	2,8	—	—	—	—	2,0	—	—	—	—	—
Orthezia cataphacta	160,0	304,0	97,3	8,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* В таблице перечислены только более или менее многочисленные и постоянно встречающиеся в пробах семейства и роды, остальные упомянуты в тексте.

** С учетсм пупариев капустной мухи (Hylemyia floralis Fall.).

*** Черви и яйцевые коконы.

**** Всюду, кроме Cantharididae и Selatosomus, среди которых приняты во внимание только личинки, учтены взрослые насекомые и личинки (преобладают личинки).

***** Знак «x» означает, что данная группа была отмечена в этой фации только при общих сборах.

****** Всюду личинки и куколки.

******* Главным образом пупарии.

Значительная численность беспозвоночных в тундровых почвах сочетается с малым разнообразием (см. таблицу). Преобладают над прочими Enchytraeidae (35—55% об общей численности) и Diptera (30—70%). Среди последних из указанных в таблице наиболее постоянно многочисленны личинки долгоножек (Tipulidae). Представители же Itonididae, Rhagionidae, Therevidae, Asilidae, Phoridae и Drosophilidae встречаются единично. Среди жесткокрылых, на долю которых приходится в целом 10—25%, наиболее типичны в порядке убывающей численности жужелицы (Carabidae), жуки-хищники (Staphylinidae), щелкуны (Elateridae) и пилильщики (Byrrhidae). Преобладание этих групп отмечено также для Гренландии (Henricksen og Lindberg, 1917), Исландии (Lindroth, 1930), Хибин (Фридолин, 1936), и Новой Земли (Münster, 1925). Преобладание среди них отдельных родов и видов видно из таблицы, Cantharididae [Rhagonicna (atra?)], Cyphonidae, Cleridae, Nitidulidae и Erotylidae встречаются единично. Также относительно однообразен групповой и видовой состав ногохвосток (Collembola).

Знаменательно, что в тундровых почвах встречаются представители водообитающих семейств Agabus sp., Ilybius sp. (из Dytiscidae), Cercyon sp., Helophorus sp. (из Hydrophilidae). Многие наиболее распространенные местные почвообитающие животные также принадлежат в целом к гигро- или даже к гидрофильным группам (Enchytraeidae, Tipulidae, Tendipedidae и др.). Однако преобладание гидрофильных животных еще не предопределяет, как это будет показано ниже, их распределения по микроландшафтам тундры.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ ПО ФАЦИЯМ САЛЕХАРДСКИХ ТУНДР

Широко распространены в салехардских тундрах лишь немногие почвообитающие животные, подавляющее же их количество более или менее строго приурочено к определенным фациям. Это позволяет различать в почвенном населении района несколько четко разграниченных группировок.

Урочище ровных участков

Группировка болот занимает фации сфагново-осоковых сфагновых и гипновых болот, располагающихся по котловинам и ложбинам. Эти фации отличаются высоким уровнем стояния почвенных вод и мерзлоты. Вследствие этого минеральный грунт необитаем и вся жизнь сосредоточена в мощной моховой дернине (12—25 *см*). Температура в дернине здесь даже в самое жаркое время на 2—3° ниже, чем в кустарничковой тундре.

Общая численность животных особенно низка в полузатопленной дернине сфагново-осокового болота, где вода выступает на глубине 10 *см*, и лишь немного возрастает в двух других фациях (см. таблицу). В них, особенно в гипновом болоте, появляются выходцы из вышележащей в рельефе фации: энхитреиды, жужелицы (Agonum, Pterostichus), долгоножки и ликорииды. Только здесь встречаются характерные для болотной группировки и обитающие во мху личинки бурого щелкуна (Sericus brunneus L.) и Tabanidae. Их вместе с червецами [Orthezia cataphacta (Saw.)], обилие которых характерно и для болот Исландии (Lindroth, 1930), можно назвать руководящими формами группировки.

В сфагново-осоковом и в гипновом болотах почти все животные концентрируются в самой верхней части моховой дернины. Однако в сфагновом болоте обитаемый слой простирается до 20 *см*, т. е. глубже, чем где-либо вообще. Так, половина всех пауков и около 15% Isotomidae и Tomoceridae, клещи и червецы доходят до глубины 15 *см*, а онихиуриды

даже наиболее многочисленны именно в слоях 5—10 *см* (82%) и 10—15 *см* (12%). Это связано с тем, что пропитанные водой стебли сфагнума высоко поднимаются над зеркалом воды и расположены рыхло, поэтому между ними имеется много сообщающихся с поверхностью полостей, которые служат прибежищем онихиурид и червецов. На обилие ногохвосток в сфагновых болотах тундр Канады указывает и Хаммер (M. Hammer, 1953).

Группировка кочкарной кустарниковой тундры характерна для нижней части склонов бугров. Благодаря дренажу почва и дернина здесь значительно суше, чем в предыдущих фациях (почва оплывает с 30 *см*, имеет следы постоянного увлажнения). Постоянные анаэробные условия, судя по следам оглеения, наблюдаются только на глубине 8—10 *см*. В то же время вечная мерзлота не спускается ниже 54 *см* и поэтому температура в обитаемом слое здесь мало (на 0,5—1°) отличается от температуры в гипновом болоте.

Однако снижение влажности оказывается достаточным для увеличения численности животных — по сравнению с болотными фациями более чем в восемь раз (см. таблицу). Особенно резко увеличивается численность энхитреид и личинок двукрылых, среди которых на первом месте должны быть поставлены долгоножки, долихоподиды, грибные комарики (Fungivoridae) и тендипедиды. Но наиболее характерной чертой этой группировки является большая роль жуков, особенно личинок рода Hypnoidus, которые могут быть названы руководящей формой группировки. В то же время уменьшение влажности совпадает с очень резким снижением численности онихиурид.

Группировка кустарничковой тундры охватывает фации верхней части (лишайниково-кустарничковая тундра) и вершин низких бугров (кустарничковая тундра). Почвы этих фаций имеют следы только периодического переувлажнения, отличаются относительной сухостью (оплывание с 70 *см*), низким положением мерзлоты (80 *см*) и лучшей прогреваемостью. Последнее нельзя не связать с отсутствием сплошной мохово-лишайниковой дернины, заменяемой здесь рыхлой подстилкой. Температура почвы на глубине 1,5 *см* (в 17 час. 27 июня 1957 г.) на вершине бугра была приблизительно на 2° выше, чем в фации кочкарной тундры. На глубине 0,5 *см* она на 3° превышала температуру воздуха на высоте 15 *см* и достигала 20°, сохраняясь и глубже на достаточно высоком уровне (5 *см* + 14,3°; 10 *см* + 13,2°).

Вероятно, именно резким улучшением температурных условий, а также быстрым стаиванием маломощного снежного покрова (не более нескольких сантиметров), т. е. значительным удлинением теплого периода, и следует объяснить большую численность животных в этих фациях. Данная группировка отличается и особенно большим разнообразием — здесь представлены почти все систематические группы жуков, двукрылых и др. (см. таблицу). Таким образом, фации вершин и верхней части склонов низких бугров являются наиболее благоприятным среди прочих местообитанием почвенных животных. Это явление, вероятно, типично вообще для высоких широт. Так, Штренцке (K. Strenzke, 1955) отмечает в Гренландии концентрацию панцирных клещей в сходных местах, поросших водяникой. Характерно, что численность животных особенно высока в наиболее сухой фации вершин бугров. Главным образом это энхитреиды и личинки двукрылых, концентрация которых на участках без мха отмечается и в лесотундре (Козловская, 1957). Из последних особенно много живущих в подстилке Bibionidae (руководящая форма группировки), долгоножек и ликориид (см. таблицу). В отличие от предыдущих фаций здесь встречаются дождевые черви [Eisenia nordenskiöldi (Eisen.)].

Особенно низкая влажность почвы и полное отсутствие мохово-лишайниковой дернины в фации вершин, вероятно, отрицательно сказы-

вается на большинстве жуков, которые наиболее обильны в фации лишайниково-кустарничковой тундры на склонах. Так, на вершинах реже встречаются личинки Hypnoidus, но зато жуки этого рода здесь обильны в подстилке. В фации кочкарной тундры, где личинок этого вида было особенно много, взрослые жуки встречались очень редко. Из других жесткокрылых для этой группировки особенно характерны также подвижные жуки-хищники и Notiophilus, Pterostichus, Bembidion, Amara из жужелиц, которые, включая имаго Hypnoidus (по данным Линдрота, 1930), концентрируются в подобных местах и в Исландии. Сходные изменения происходят и среди ногохвосток. Общая их численность по сравнению с предыдущей группировкой меняется уже мало, но зато на первое место взамен онихиурид выходят снабженные прыгательной вилкой изотомиды.

Отсутствие моховой дернины при сохранении глубины проникновения животных, равной 5 *см*, показывает, что плотность животного населения здесь особенно высока.

Население вершины высоких бугров исключительно бедно, несмотря на то, что почвы здесь, судя по всему, должны особенно быстро обсыхать и прогреваться. Здесь встречаются лишь единичные экземпляры дождевых червей (Eisenia nordenskiöldi), клещей и жуков-хищников. По данным Хаммер (1953), подобные места в Северной Канаде также почти не населены и ногохвостками. Это явление может быть объяснено бедностью этих почв органическим веществом, но главным образом отсутствием снежного и мохового покрова, играющих важную теплоизолирующую роль (Любославский, 1909). В этих условиях зимой температура почвы должна быть близка к температуре воздуха и падать значительно ниже нижнего предела холодостойкости большинства беспозвоночных. Так, известно, что нижний предел холодостойкости дождевых червей не ниже —18° (Тихомиров, 1937), а для большинства насекомых равен приблизительно —10° (Ушатинская, 1957), что значительно выше даже среднемесячных декабрьских-февральских температур воздуха в г. Салехарде. Необходимо также учесть, что в этой фации температура почвы по тем же причинам в весенний и осенний период резко колеблется, а относительная влажность может быть невысокой, что, как известно, особенно губительно сказывается на зимующих фазах почвообитающих животных (Ушатинская, 1957).

Урочище склонов

Группировка мохово-лишайниковой тундры характерна для наиболее влажной фации склонов с тундровыми иллювиально-глеевыми почвами. В то же время небольшая толщина дернины (4 *см*) и отсутствие затенения обусловливают достаточный прогрев. Эта особенность условий существования объясняет характерный смешанный состав группировки. Будучи в этом отношении сходной с группировкой кочкарной кустарниковой тундры, данная группировка отличается от нее большей ролью животных, типичных для болот (например, бурый щелкун, онихиуриды) и сокращением численности достаточно, однако, разнообразных жужелиц и двукрылых (долгоножки, тендипедиды) и пр.

Группировка кустарниковой тундры располагается на более крутых и потому лучше дренированных, чем в мохово-лишайниковой тундре, склонах. Поэтому местные торфянисто-глеевые дерновые почвы суше, но в то же время холоднее, чем под мохово-лишайниковой тундрой. Вечная мерзлота здесь даже в конце 1-й декады июля не опускается ниже 40 *см*. Это обусловлено накоплением в кустарнике медленно тающего снега и теплоизолирующим действием особенно мощной мохово-лишайниковой дернины (до 8 *см*). Судя по следам действия на кусты снежной поземки, глубина снежного покрова здесь около 1 *м*.

т. е. в шесть раз больше, чем в мохово-лишайниковой тундре. Все это улучшает условия зимовки беспозвоночных, но снижает летние температуры и укорачивает теплый период. Поступлению лучевой теплоты препятствуют и густые заросли карликовой березки (проективное покрытие 70%).

Лучшей дренированностью этих почв следует объяснить увеличение численности животных (по сравнению с мохово-лишайниковой тундрой примерно на 50%). Особенно резко возрастает численность личинок двукрылых, из которых долгоножки многочисленнее, чем в какой-либо другой фации, и могут быть названы руководящей формой. Характерны также ликорииды и пилильщики, которые всюду тяготеют к местам с мощным развитием мха (Lindroth, 1930). Разнообразие же форм, по сравнению с мохово-лишайниковой тундрой, особенно среди жуков, заметно ниже, в частности, совершенно исчезают щелкуны, что, вероятно, связано с ухудшением температурных условий.

Население почв под лесными колками

Лесные колки располагаются на особенно крутых участках склонов, поэтому их глеево-подзолистые почвы хорошо дренированы и относительно сухи. Хорошо выраженный глеевой горизонт обязан своим происхождением временному поверхностному увлажнению, но мерзлота обычно не глубже 50 *см*. Несмотря на это, общее обилие животных здесь значительно меньше, чем в кустарниковой тундре. Резко уменьшается и разнообразие, особенно среди двукрылых. Причину этого явления можно видеть в большой затененности и замедлении таяния снега, который местами сохраняется до конца июня. Небольшая численность энхитреид, а возможно, и других форм, может быть объяснена малой мощностью горизонта A_1 (1 *см*) и ярко выраженной оподзоленностью. В заболоченных участках леса (по ложбинам), где устраняется и другой благоприятный фактор — отсутствие избыточного увлажнения, численность животных еще почти в два раза меньше, причем это сокращение больше всего сказывается на животных, наиболее обильных в сухих лесных почвах: жужелицах, жуках-хищниках, долгоножках и др. В то же время в 2,5 раза возрастает численность онихиурид, которые наиболее многочисленны в болотной группировке.

Из приведенных данных видно, что население лесных почв в окрестностях г. Салехарда складывается главным образом за счет некоторых выходцев из тундры, которые используют малую влажность дренированных почв под лесом и могут, вероятно, мириться с ухудшением температурных условий. Таким образом, лес в данном районе ни в коем случае не является центром аккумуляции и расселения почвообитающих животных. Это положение подтверждается и тем, что характерные для почв под лесом и являющиеся их руководящими формами Lithobiidae и Curculionidae встречаются за пределами леса лишь в отдельных пробах и единичными экземплярами, в то же время только под лесом встречаются Entomobryidae из ногохвосток (см. таблицу). Интересно, что в лесотундре население лесных участков разнообразнее и обильнее, чем на тундровых участках (Козловская, 1957). Вероятно, в этих районах с более длительным и теплым летом отеняющее и снегонакопляющее действие древостоя не сказывается еще так отрицательно, как в районе г. Салехарда.

Какими же факторами определяется распределение почвообитающих животных по фациям обследованного ландшафта? Влажность почвы ни в одном из микроландшафтов не находится в дефиците, поэтому, несмотря на то, что в местном почвенном населении преобладают гигрофильные формы, общая численность животных мезофауны тем больше, чем более дренированы и сухи почвы, т. е. чем лучше условия аэрации,

В связи с этим наибольшая численность таких животных наблюдается в урочище основной поверхности террас на вершинах низких бугров и на склонах в фации кустарниковой тундры. А такие мелкие животные, как онихиуриды и червецы, в наибольшем количестве обнаруживаются в сфагновом болоте, дернина которого изобилует мелкими пустотами.

Температурные условия лета благоприятны, однако, не во всех фациях, где имеются удовлетворительные условия аэрации. Накопление медленно тающего снега, мощная моховая дернина и затенение почвы кустарниками укорачивают теплый период и снижают летние температуры почвы как за счет уменьшения непосредственного прогрева, так и за счет охлаждающего действия, медленно тающей в этих случаях мерзлоты. Таковы почвы кочкарной кустарниковой и кустарниковой тундр, а также почвы под лесом, поэтому наибольшая численность животных наблюдается не в них, а в фациях низких бугров, на склонах даже в наиболее влажной мохово-лишайниковой тундре, где мерзлота быстро и глубоко протаивает. Линдрот (1930) отмечает, что и в Исландии типично лесные для Европы виды предпочитают открытые пространства. Эти условия в определенной мере объясняют и бедность населения болотных фаций.

Маломощный снежный покров, вероятно, вполне достаточен для благополучной зимовки беспозвоночных в сухих и открытых фациях, но его полное отсутствие на вершинах высоких бугров сказывается на них уже губительно, так как, несмотря на сухость почв в этих местах, фауна в них почти совершенно отсутствует.

Итак, в большинстве фаций обследованной территории численность почвообитающих беспозвоночных находится в прямой зависимости от условий аэрации и прогреваемости почв в летний период. Суровые же условия субарктической зимы сказываются хотя и роковым образом, но только в фациях вершин высоких бугров, занимающих очень небольшую площадь. Таким образом, в отличие от автохтонных гомотермных животных жизнь почвенных пойкилотермных беспозвоночных на большей части территории регулируется не условиями суровой зимы, а условиями короткого и влажного лета (Кузнецов, 1938; Сдобников, 1957).

Температурные условия лета, в частности, определяют принципиально различный характер размещения почвообитающих животных в урочище основной поверхности террас и в урочище склонов. В первом из них наибольшее богатство населения наблюдается в самых сухих фациях (кустарничковая тундра), а во втором — в наиболее влажной, но зато лучше и быстрее прогреваемой мохово-лишайниковой тундре. Есть и другие не менее важные отличия в населении почв этих урочищ в целом.

При сравнении описанных группировок видно, что почвенное население урочища ровных участков террас отличается от населения урочища склонов пестрым чередованием резко различающихся группировок. Вследствие этого как общая численность почвенных животных, так и численность отдельных групп на протяжении даже небольшого отрезка тундры постоянно сильно колеблется в тесной связи с рельефом. Благодаря многообразию условий почвенное население этого урочища гораздо разнообразнее, чем в урочище склонов (см. таблицу). Подобная особенность животного населения равнинных урочищ отмечается, например, также для населения прямокрылых насекомых (Orthoptera) опустыненных степей (Стебаев, 1957) и, вероятно, является общей биогеографической особенностью районов, лежащих у границ ландшафтных зон. Кроме того, можно отметить, что некоторые животные характерны преимущественно для группировок одного урочища. Так, Eisenia nordenskiöldi характерна почти искючительно для урочища ровных участков, а Lithobiidae и Dendrobaena octaedra (Sav.) типичны главным образом для фаций склонов.

ИЗМЕНЕНИЕ НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВ ПОД ВЛИЯНИЕМ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОГО ОСВОЕНИЯ

Распашка целинной тундры приводит к резкому изменению условий существования почвообитающих беспозвоночных [5]. Положительное значение имеют: понижение влажности и улучшение условий аэрации в разрыхленном верхнем слое почвы, а также лучшая прогреваемость этого слоя. Так, по нашим наблюдениям 11 июля 1957 г., в 17 час. на поле под овсом температура на глубине 5 *см* была такой же, как в дернине мохово-лишайниковой тундры на глубине 0,5 *см*. На поле же на глубине 0,5 *см* она была еще на 4° выше и достигала 32,2°. Отрицательную роль играют: уничтожение моховой дернины как наиболее привычного для большинства местных почвообитающих животных субстрата, что, кроме того, приводит к увеличению температурных колебаний в почве, уничтожение обильных запасов мертвых растительных остатков и, наконец, замена естественной растительности не свойственными для целинной тундры злаками — пасленовыми, крестоцветными и др.

Во вновь распаханной кустарниковой тундре общая численность животных уменьшается примерно в 1,5—2 раза (см. таблицу). Особенно резко это сказывается на ногохвостках, жуках и двукрылых, меньше изменяется численность энхитреид, совсем не страдают дождевые черви. Однако в это время на полях еще сохраняются некоторые типичные обитатели целинной тундры — долгоножки, жужелицы рода Amara, проволочники рода Hypnoidus. Существенно, что скопления энхитреид часто встречаются в небольших запаханных обрывках моховой дернины.

С увеличением возраста культурных участков условия существования животных в почве постепенно улучшаются, поэтому, несмотря на почти полное исчезновение многих обитателей целины, общая численность животных нарастает (см. таблицу). Главную причину этого явления следует видеть в увеличении в почве запасов органического вещества различной разложенности, что происходит благодаря ежегодному внесению до 40 *т* навоза и компоста на 1 *га*, которые достаточно полно разлагаются лишь через несколько лет. Этой же причиной объясняется и увеличение бактериального населения культурных почв (Штробиндер, 1953).

В этом отношении заслуживает внимания тот факт, что с возрастом полей особенно резко увеличивается количество животных-детритофагов, которые, как известно, и в других зонах наиболее терпимо относятся к освоению целины (Гиляров, 1949, 1955). Таковы дождевые черви, онихиуриды и, особенно, энхитреиды. Из двукрылых наиболее заметно увеличивается численность тендипедид, а из жесткокрылых — жуков-хищников и мертвоедов (Silphidae-Thanatophilus sp.). Другой вид этого семейства — Aclypea opaca L. отмечен на Колыме даже как вредитель (Савенков, 1944) (см. таблицу 1). Появление жуков и личинок мертвоедов особенно знаменательно, так как они были встречены в тундре всего один раз, в то время как в поселках они постоянно попадаются на различных отбросах. В Исландии виды этого семейства являются типичными синантропами (Lindroth, 1930) [6]. Характерно и то, что большинство почвообитающих животных распределено в культурных почвах неравномерно, а образует небольшие, но плотные скопления на запаханных комьях навоза и компоста.

Все сказанное позволяет прийти к выводу, что освоение целины в районе г. Салехарда приводит к быстрой гибели всего тундрового поч-

---

[5] Окультуренные участки располагаются на месте кустарниковой тундры.

[6] Тяготение насекомых к населенным местам, вероятно, характерно по разным причинам для многих районов с малым количеством тепла. Так, даже майский хрущ в Восточной Сибири является в значительной мере «как бы синантропом» (Флоров, 1952).

венного населения, которое затем постепенно замещается особым комплексом животных, заносимых с органическим удобрением. В Исландии значительная часть обитателей полей также проникает из надворных построек (Lindroth, 1930). Таким образом, комплекс почвообитающих животных культурных участков в данном районе представляет особую группировку, являющуюся антропогенной в самом узком смысле слова. Среди специализированных фитофагов-вредителей из числа обитателей целинной тундры на полях накапливаются лишь долгоносики (на заброшенном травяном клине). Остальные являются также новыми пришельцами. Таковы: капустная муха (Hylemyia floralis Fall.) и подгрызающие совки.

Обилие всех этих вторичных пришельцев объясняет увеличение численности эпигонов целины из числа мелких хищников, например, из рода Bembidion. Как известно, хищные формы легко переносят распашку (Бей-Биенко, 1957; Гиляров, 1955), а условия преследования добычи в этом случае для них даже улучшаются (Григорьева, 1950; Щеголев, 1955).

Углубление пахотного, а следовательно, и лучше аэрируемого горизонта, обогащение его на все большей глубине органическим веществом обусловливает более глубокое распределение животных в культурной почве, чем на целине, где они не проникают глубже 6 *см*. Так, даже на поле 1-го года освоения животные проникали до слоя 10—15 *см*, там их насчитывалось около 22% от общей численности. На старом травяном клине их насчитывалось в этом слое уже 30%, заселялся и слой 15—20 *см* (10%). На огородных же участках 20-го года освоения животные встречались в количестве приблизительно 5% до глубины 25 *см*. Глубже прочих, как и в целинной тундре, проникают энхитреиды, онихиуриды и личинки долгоносиков.

ВЫВОДЫ

1. Однообразное по систематическому составу животное население тундровых почв малочисленнее такового в тайге, но плотность заселения маломощного деятельного горизонта (0—6 *см*) не ниже, чем деятельного слоя в тайге. Преобладают энхитреиды и двукрылые. Наиболее типичны личинки Tipulidae.

2. Почвенное население строго дифференцировано по фациям и урочищам. Руководящими формами для болотных фаций являются червецы, онихиуриды и Sericus brunneus, для кочкарной кустарниковой тундры — личинки Hypnoidus (rivularius?), для кустарничковой тундры — личинки Bibionidae и жужелиц, для кустарниковой тундры — личинки Tipulidae. Для мохово-лишайниковой тундры характерно сочетание представителей группировок болот и кустарничковой тундры. Население урочища ровных участков в целом разнообразнее, чем население урочища склонов.

3. Население почв под лесом складывается из обедненного набора элементов населения тундровых почв.

4. Заселение тундровых почв лимитируется почти исключительно гигротермическими условиями лета, которые улучшаются в случае увеличения дренажа, уменьшения мощности снежного и мохового покрова, улучшения освещенности почвы и снижения уровня мерзлоты. Наиболее населены легко прогреваемые и сухие возвышенные места.

5. Земледельческое освоение тундры приводит в первые годы к полному уничтожению комплекса почвообитающих беспозвоночных целинной тундры, на месте которого в последующие годы, в связи с увеличением в почве количества органических удобрений, складывается новый антропогенный комплекс, почти не имеющий связей с населением целины. Эти животные, однако, проникают в почву в несколько раз глубже, чем обитатели целины.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н., 1935. Растительность и районы восточной части Большеземельской тундры, Тр. Полярн. комиссия АН СССР, вып. 22.

Баклунд О. О., 1910. Экспедиция братьев Кузнецовых на Полярный Урал, СПб.

Бей-Биенко Г. Я., 1930. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчевых (Orthoptera-Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях, Тр. защ. раст., Энтомол., т. 1, вып. 1.— 1957. К теории формирования агробиоценозов: некоторые закономерности изменения фауны насекомых и других беспозвоночных при освоении целинных земель, III совещ. Всес. Энтомол. о-ва в Тбилиси, Тезисы докл., Л.

Берг Л. С., 1947. Ландшафтные зоны СССР, М.— Л.

Галахов, 1941. Видовой состав вредителей и болезней сельскохозяйственных культур и их хозяйственное значение на Енисейском заполярном севере, Тр. Н.-и. ин-та Полярн. землед., животнов. и промысл. х-ва, Сер. растениеводства, 2.

Гиляров М. С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, М.— 1955. Закономерности формирования комплексов вредных насекомых при освоении целинных земель, Ж. общ. биол., т. XVI, № 6.

Городков Б. Н., 1944. Тундры Обь-Енисейского водораздела, Сов. ботаника, № 3.

Григорьев А. А., 1946. Субарктика. М.— Л.

Григорьева Т. Г., 1950. Пути использования агромероприятий в борьбе с проволочниками, Тезисы докл. II экол. конф. в Киеве, Киев.

Дадыкин В. П., 1941. О деятельности дождевых червей в почвах Крайнего Севера, Почвоведение № 4.

Козловская Л. С., 1955. К характеристике почвенной фауны Большеземельской тундры, Докл. АН СССР, Нов. сер., т. 104, № 3. 1957. Сравнительная характеристика почвенной фауны в заполярной части бассейна р. Усы, Тр. Ин-та леса АН СССР, т. XXXVI.

Кузнецов Н. И., 1916. Растительность Енисейской лесотундры, Предварит. отчет о ботанич. исслед. в Сибири и Туркестане в 1914 г., Петроград.

Кузнецов Н. Я., 1938. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 1.

Любославский Г., 1909. Влияние поверхностного покрова на температуру и обмен тепла в верхних слоях почвы, Изв. Лесн. ин-та, вып. 19.

Мартынов А. В., 1936. Заметки о фауне ручейников Анадырского и Чукотского округов и ее образование, Arctica, кн. IV, вып. 4, Л.

Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал., 1914—1919, Петроград.

Николаева М., 1941. Кустарниковый тип растительности южной части Большого и Малого Ямала, Бот. ж. т. 26, № 1.

Савенков А. Н., 1944. Краткий обзор важнейших вредителей и болезней, В кн. «Итоги опытных работ по растениеводству на Колыме», Магадан.

Сдобников В. М., 1957. К характеристике жизненной формы у арктических животных, Зоол., т. XXXVI, вып. 2.

Солнцев Н. А., 1948. Природный географический ландшафт и некоторые общие его закономерности, Тр. II Всес. геогр. съезда, т. 1.

Стебаев И. В., 1957. Население прямокрылых насекомых ландшафта главного водораздела северных Ергеней, Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 3.

Тихомиров Б. А., 1937. Об условиях обитания дождевых червей в тундровых почвах. Природа, № 5.

Ушатинская Р. С., 1957. Основы холодостойкости насекомых, М.

Флоров Д. Н., 1952. О зоогеографическом значении вечной мерзлоты, Зоол. ж., т. XXXI, вып. 6.

Фридолин В. Ю., 1936. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин 1, Тр. Кольской базы АН СССР, т. III.— 1940. Вредители зерновых злаков в Хибинах, Тезисы научн. конф. Ленингр. с.-х. ин-та, Л.

Черепанов А. И., 1957. Жуки щелкуны Западной Сибири, Новосибирск.

Шилова Е. И., 1950. О численном составе и массе беспозвоночных подзолистых почв, Вестн. Ленингр. гос. ун-та, № 1.— 1951. К биологической характеристике профиля подзолистой почвы, Почвоведение, № 9.

Штакельберг А. А., 1944. Фауна двукрылых восточного сектора арктической Сибири и ее происхождение, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5.

Штробиндер М. Ф., 1953. Микробиологическая характеристика почв Обского севера, Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. х-ва, т. 1, М.

Щеголев В. Н., 1955. Новая система обработки почв и задачи сельскохозяйственной энтомологии, Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 3.

Якобсон Г., 1898. Зоологические исследования на Новой Земле в 1896 г. Насекомые Новой Земли. Мем. Импер. Акад. наук, Сер. 8, т. 8, № 1, СПб.— 1910. О листоедах, щелкунах и долгоносиках, собранных Русской севернополярной экспедицией, Зап. Импер. Акад. наук, СПб.

Cêjka B., 1910. Oligochaeten der russischen in den Jahren 1900—1903 unternommenen Nordpolarexpedition, T. 1. Bd. 1, H. 2.

Frey R., 1900. Diptera Brachycera aus den arktischen Küsten-gegenden Sibiriens, Зап. Импер. Акад. наук, Научн. результаты Русск. полярн. экспед., СПб.
Hammer M., 1937. A quantitative and qualitative investigation of the microfauna communities of the soil at Anymagssalik and in Mikis Fjord., Medd. Grønland, vol. 108, 2.— 1944. Studies on the Oribatides and Collemboles of Greenland, Medd. Grønland, vol. 141, 3.— 1952. The Oribatid and Collembola fauna in some soil samples from Söndre Strømfiord, Entomol. medd., vol. 26.— 1953. Investigations on the microfauna of Northern Canada, Acta Arctica, Fasc. VI.
Henriksen K. og Lindberg W., 1917. Grønlands Landarthropoder, Medd. Grønland, vol. XXII.
Jørgenson M., 1934. A quantitative investigation of the microfauna communities of the soil in East Greenland, Medd. Grønland, vol. 100, 9.
Lindberg H., 1933. Untersuchungen in N-Petsamo. Über die Käferfauna hochnordischer Biotopen, Mem. Soc. Fauna et Flora Fennicae, 9.
Lindroth C. H., 1930. Die Insektenfauna Islands und ihre Probleme, Zool. bidrag. Från Uppsala, Sd. XIII.
Linnaniemi W. M., 1933. Collembola von Cape Cheluskin auf der Taimyr-Halbinsel wärend der «Mand» Expedition 1913—25, Scientific. Res. Norweg. N. Polar Exp. «Mand», Bd. 5, Bergen.
Münster Ths., 1921. Coleoptera-Report Scientific Res. Norweg. Exped. to N. Zemyla Bd. II, 30, Oslo.
Poppius B., 1906. Beiträge zur Kentniss der Coleopteren-Fauna des Lenes-Tales in Ostsibirien. Ofversigt af Finska vetenskaps Societ. Forsch. XLVII, Bd. 22, Nr. 6.— 1909. Die Coleopteren-Fauna der Halbinsel Kanin, Acta Soc. Fauna et Flora, Fenn., Bd. 31, Nr. 8.— 1910. Beiträge zur Coleopteren-Fauna des Äussersten Nordens von Sibirien, Зап. Импер. Акад. наук, сер. физ.-мат. отд., т. 18, № 9.
Strenzke R., 1955. Oribates (Acariens). Actualités scientifiques et industrielles. Exped. polar. françaises Missions Paul-Emile Victor. VII Microfaune du sol. de L'ege Groenland, Vol. 1., Paris.
Weber N. A., 1950. A survey of the insects and related arthropods of arctic Alaska, Trans. Amer. Entomol. Soc., vol. 76.
Weis-Fogh T., 1947. Ecological investigations on mites and Collemboles in the soil, Natura Jutlandica, vol. 1.

SOIL INVERTEBRATES OF SALIKHARD TUNDRA AND CHANGES OF THEIR GROUPS UNDER THE INFLUENCE OF AGRICULTURE

I. V. STEBAYEV

Laboratory of Soil Zoology, Institute of Animal Morphology Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

Invertebrate population of tundra soils is more homogenous and scantier than that of taiga soils. Only moss and surface soil layer (0—6 *cm*) are inhabited. Enchytraeidae and Diptera larvae, as well as Onichyuridae (Collembola) are prevailing. Animal population of soils of the territory investigated is divided into seven groups; and for each of them leading forms can be distinguished [Onichyuridae, Ortheziidae, Sericus brunneus, Hypnoidus (rivularius?), Bibionidae, Tipulidae]. Most diverse and numerous is the population of dry, elevated, warmer sites with Empetrum nigrum without moss cover.

On the contrary, the soils of forest areas are poorer in population than those of open tundra areas. The population density of tundra and marsh soils is the higher, the more rapid snow thaws, the easier soil is warmed and the lower the level of frozen ground. Severe winter conditions adversely affect only those areas where the snow is blown by the wind.

Ploughing in first years brings about the annihilation of most soil dwellers in the uncultivated tundra. During subsequent years field soils become inhabited by secondary anthropogenous complex of detritophages and phytophagous pests.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

ВЛИЯНИЕ ЗАРЕГУЛИРОВАНИЯ СТОКА Р. ДНЕПРА КАХОВСКОЙ ГЭС НА РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ ПРОДУКТОВ У СЕЛЬДИ

В. И. ВЛАДИМИРОВ

Институт гидробиологии Академии наук Украинской ССР (Киев)

Вопрос о том, какое влияние оказывает задержка плотинами мигрирующих для размножения рыб на развитие их половых продуктов, нерест, эмбриональное и постэмбриональное развитие, на нагул молоди и в конечном счете — на численность этих стад рыб, имеет весьма серьезное значение и вместе с тем еще очень мало разработан. Для того чтобы правильно предусмотреть мероприятия, призванные предотвратить, ликвидировать или уменьшить вредное влияние зарегулирования стока рек на воспроизводство рыбных запасов, еще недостаточно предсказать на основании общих представлений или даже установить отрицательное влияние плотины на численность данного стада рыбы, но нужно знать конкретно, на каких этапах жизненного цикла рыбы и каким образом влияет на ее выживаемость зарегулирование стока реки.

В литературе имеется очень мало сведений о нарушениях в развитии половых продуктов рыб, вызванных задержкой плотинами мигрирующих на нерест рыб. Это объясняется отнюдь не редкостью данного явления, а тем, что ему не уделялось специального внимания. Гистологические исследования яичников белуги у Кочетовского шлюза на Дону показали (Петропавловская, 1952), что из 35 вскрытых в летне-осенний период самок, четыре имели яичник с резорбирующейся икрой. Эти рыбы были весеннего хода. О. Ф. Сакун (1957) произвела гистологическое изучение яичников сырти, поднимающейся по рыбоходу Кегумской ГЭС (р. Даугава), и установила, что в конце мая у большинства самок икра была в состоянии резорбции. Во время осеннего хода сырти через рыбоход резорбции икры не наблюдалось. Таким образом, была показана бесполезность пропуска через рыбоход сырти весеннего хода. Плотина Волховской ГЭС, преграждая путь волховскому сигу, также является причиной нарушения развития яиц у части сигов (Лапицкий, 1949). Дегенерация икры отмечена также у рыбца и шемаи, задерживаемых плотиной Тщикского водохранилища на р. Белой (притоке р. Кубани) и шлюзами лиманных опреснительных каналов (Троицкий, 1949). Специальных исследований этого вопроса не было. В настоящей статье мы пытаемся выявить влияние зарегулирования стока Днепра Каховской ГЭС главным образом на развитие овоцитов и в связи с этим — на результаты нереста одной из проходных рыб — днепровской сельди.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили сборы, произведенные главным образом в мае-июне 1956—1958 гг. на Днепре ниже Каховской плотины. Для биологического анализа сельдь у плотины бралась из контрольных сетных уловов (плавными сетями), производимых нашим сезонным наблюдательным пунктом, а на низовых участках реки — из промысловых неводных уловов. Материал для гистологического исследования яичников сельди собирали также на всех участках реки, от плотины до устья; фиксировали его жидкостью Буэна, затем заливали в парафин через бензол, срезы окрашивали по Маллори. Срезы яичников были изготовлены от 222 самок с различными стадиями зрелости половых продуктов (IV—V, V, VI—IV). Данные о количестве дрейфующих в реке икринок сельди и проценте их гибели получены нашими наблюдательными пунктами, ежегодно ведущими количественный учет дрейфующих икринок и личинок рыб в низовьях Днепра, а также во время экспедиционных обследований. Методика сбора этих материалов уже опубликована (Владимиров, 1955).

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

Днепровская сельдь является проходной рыбой. После нагула и зимовки в Черном море она идет весной через Днепровско-Бугский лиман, не задерживаясь в нем, в р. Днепр для размножения. Сроки хода — апрель-июнь. Самки входят в реку, имея овоциты первой порции икры в стадии трофоплазматического роста, главным образом в конце его (IV стадия зрелости). Самцы иногда имеют текучие молоки. Ходовая сельдь в реке прекращает питание. После икрометания сельдь начинает питаться еще в реке во время ската (вероятно, также и в промежутках между выметыванием разных порций икры), но большинство таких сельдей встречается все же с пустыми желудками.

До сооружения Каховской плотины сельдь поднималась для икрометания вплоть до плотины Днепрогэса, расположенной в 340 *км* от устья реки; основные же нерестовые участки лежали ниже ее — от с. Большая Лепетиха до с. Тарасовка. Поэтому сооружение плотины Днепрогэса существенного влияния на численность стада сельди не оказало. Ниже с. Каховка выметывалось небольшое количество икринок. У г. Херсона и ниже недавно выметанные икринки ловились редко. Расположение основных нерестовых участков менялось в зависимости от величины паводка, точнее — от скорости течения: при больших паводках они располагались ниже, а при малых — выше. Нерест сельди происходил в период паводка — с последних чисел апреля по первые числа июля, причем сроки эти по годам несколько менялись в зависимости от скорости прогрева воды в период, предшествующий нересту и в период нереста. Икрометание происходит в русле реки на быстром течении, у поверхности воды. Скорости, при которых наблюдался нерест, колебались от 0,5 до 1,6 *м/сек* (Владимиров, 1955). Яичники вполне созревшей сельди содержат три довольно четко отграниченные порции икринок периода трофоплазматического роста, однако реализация всех трех порций икринок, по-видимому, случалась редко. Эмбриональное развитие сельди происходило в толще воды, во время дрейфа икринок по течению. Эмбрионы успевали в основном вылупиться до выхода икринок в лиман, но небольшая часть икринок сносилась в лиман, где оседала на дно и заканчивала свое развитие (при очень большом проценте гибели). Молодь нагуливается частью в самих низовьях реки, но главным образом в Днепровско-Бугском лимане, откуда к зиме выходит в море.

ВЛИЯНИЕ КАХОВСКОЙ ПЛОТИНЫ НА НЕРЕСТ СЕЛЬДИ

Каховская плотина установлена в 90 *км* от устья реки. Днепр был перекрыт ею 7—8 июля 1955 г., т. е. после того, как нерест сельди закончился. Наблюдения показали, что заметных нарушений в нересте и дрейфе икринок и личинок сельди в этом году не произошло, но в последующие годы изменения оказались весьма значительными.

Гидрологические условия для сельди в нижнем бьефе обусловливались следующими основными факторами. В 1956 г. по условиям строительства Каховское водохранилище не могло быть залито до проектной отметки, а паводок был большим, поэтому до конца первой шестидневки июня паводковые воды сбрасывались через сливную плотину. Среднемесячный расход за май в 1956 г. оказался равным 5050 *м*^{3}*/сек* (при максимуме 7100 *м*^{3}*/сек*), а за июнь — всего 1500 *м*^{3}*/сек*. Скорости течения в мае были большими: у г. Херсона они достигали 1,43 *м/сек*. В 1957 г. паводок оказался очень малым, вследствие чего расходы в нижнем бьефе были крайне незначительными (шандоры в сливной плотине не открывались): в среднем за май они составили всего 2740 *м*^{3}*/сек* (с максимумом 3060 *м*^{3}*/сек*), а за июнь — 1550 *м*^{3}*/сек*. Соответственно

были малыми и скорости течения: у г. Херсона максимальная скорость равнялась 0,8 *м/сек.* 1958 г. отличался очень большим паводком, расходы в нижнем бьефе были также большими: средний за май — 6450 $м^3/сек$ (с максимумом 9850 $м^3/сек$), за июнь — 3240 $м^3/сек$. Скорости течения были очень велики; таких больших скоростей нам еще не приходилось наблюдать за весь период нашей работы на Днепре (с 1951 г.). У Херсона они достигали 1,8 *м/сек.* Для участка реки, прилегающего к плотине, на расстоянии до 10 *км* и больше характерны значительные и частые колебания скоростей в течение дня и ночи вследствие неравномерности попусков воды, работы ГЭС и шлюзов. Особенно эти колебания были часты и велики в маловодный 1957 год. На стрежне реки постоянно наблюдаются завихрения воды, поэтому на участке ниже Новой Каховки плавные сети для лова сельди обычно пускаются рыбаками с правой стороны стрежня, где течение более равномерное и не «крутит» сетки. Характерным является также более медленный прогрев воды в реке весной и более равномерный подъем температуры по сравнению с тем, что было до сооружения Каховского водохранилища. Особенно задержался прогрев воды в 1958 г.

Каховская плотина преградила путь сельди и она была вынуждена нереститься перед плотиной (Владимиров, 1957). В 1956 и 1957 гг. нерест происходил главным образом на участке реки от плотины до с. Днепряны протяженностью 7—8 *км.* Но замечательно, что в 1958 г. в условиях очень сильного течения основная масса сельди не доходила до плотины и нерест ее произошел главным образом несколько ниже, чем в предыдущие годы, а именно на участке реки от с. Днепряны до с. Львово. Об этом сдвиге района основного нереста сельди свидетельствует табл. 1, в которой приводятся некоторые результаты учета дрейфующих икринок на наших постоянных створах у с. Днепряны и у г. Херсона.

Таблица 1

Среднее количество живых икринок сельди в 1 $м^3$ воды на наиболее уловистой станции в период максимального дрейфа

Годы	Пункты	Период лова	Колич. ловов	Средн. колич. икринок в 1 $м^3$, шт.
1956	Днепряны Херсон	18.V—7.VI 19.V—5.VI	28 29	0,21 0,26
1957	Днепряны Херсон	15.V—31.V, 25.VI, 28.VI 13.V—29.V, 10.VI, 5.VII	31 37	0,68 0,69
1958	Днепряны Херсон	17.V—14.VI 22.V—15.VI	34 39	0,08 1,27

Количество живых икринок в 1 $м^3$ в 1956 и 1957 гг. на створе у г. Херсона было почти таким же, как и на створе у с. Днепряны, что объясняется отсутствием существенного нереста ниже с. Днепряны в те годы. Стадии развития икринок из контрольных ловов на участке между с. Днепряны и г. Херсоном подтверждают это. Среднее же количество икринок у Херсона в 1958 г. в 16 раз превышает количество их у с. Днепряны, что может быть объяснено только смещением основных нерестилищ ниже с. Днепряны. Контрольные ловы икринок на нижних участках реки подтверждают это.

Вследствие более медленного прогрева воды, о чем говорилось выше, начало нереста сельди несколько сдвинулось на более поздние сроки. Нерест начинался в последние 3 года с конца 1-й декады мая или с сере-

дины 2-й. Наиболее позднее начало нереста наблюдалось в 1958 г., соответственно более низкой температуре этого года. В маловодный 1957 год нерест был очень недружным, растянутым, закончился он ко 2-й декаде июля.

В 1956 и 1957 гг. наблюдался очень интересный, не обычный для сельди факт интенсивного питания перед плотиной многих самок, имевших яичники в IV и IV—V стадиях зрелости, т. е. перед нерестом. Так, в 1956 г. желудки с пищей обнаружены у 70,7% самок IV стадии зрелости (из 17 экз.), у 95,8% самок IV—V стадии зрелости (из 73 экз.) и у 100% самок VI—IV стадии зрелости. В 1957 г. желудки с пищей найдены у 20,3% самок IV стадии зрелости (из 84 экз.), у 14,8% самок IV—V стадии (из 27 экз.) и у 30,8% самок VI—IV стадии (из 13 экз.). Сельди питались главным образом мальками и личинками окуня и в меньшей степени — тюлькой и зоопланктоном. В 1958 г. ни у одной из 206 сельдей, просмотренных у плотины, пища не обнаружена.

В новых условиях почти вся выметанная сельдью икра (оставшаяся живой) выносится в лиман и уже там, опустившись на грунт, заканчивает развитие. Личинки сельди ловятся в устье реки единично. В годы с быстрым течением (1956 и 1958) только около 3% икринок вынесено на стадиях развития, близких к выклеву, остальные же 97% — на более ранних стадиях. В год с малым течением (1957), наоборот, основная масса икринок (85,5%) вынесена в лиман на стадиях, близких к выклеву. В лимане очень большой процент икры, как и прежде, гибнет, причем этот процент гибели изменяется по годам в зависимости от условий дыхания икры на грунте и от стадии развития, на которой икринки выносятся в лиман (на поздних стадиях они гибнут в меньшем количестве).

ВЛИЯНИЕ ЗАРЕГУЛИРОВАНИЯ СТОКА РЕКИ НА СОЗРЕВАНИЕ ОВОЦИТОВ СЕЛЬДИ

Задержка перед плотиной идущей на нерест сельди не проходит бесследно для развития ее половых продуктов. Гистологические исследования яичников показывают, что нарушения в их развитии имеют место по трем направлениям: 1) резорбция готовых к вымету овоцитов первой порции икры (на IV—V стадии зрелости яичников); 2) остановка в развитии овоцитов второй и третьей порций икры, находящихся в периоде трофоплазматического роста (на VI—IV стадии зрелости яичников) и их резорбция; 3) снижение качества выметываемой икры из-за несвоевременного вымета ее (перезревание). Последнее положение выдвигается в качестве предположения для объяснения необычно большого количества мертвых икринок в реке на нерестилищах сразу после их вымета (еще до набухания оболочки).

Рассмотрим кратко процесс резорбции готовых к вымету овоцитов и вопрос о том, как часто встречаются сельди с такими яичниками.

Процессы резорбции овоцитов начинаются, по-видимому, еще до того, как произойдут видимые нарушения в их оболочке; по крайней мере в овоцитах некоторых самок было обнаружено, что плазма или желток в том или ином количестве выходит под оболочку, оттеняя последнюю от самого яйца (рис. 1); реже встречаются овоциты, у которых одновременно выходят и плазма и желток. Часто желточные гранулы сливаются друг с другом, образуя желточные «поля». Нарушения в оболочке чаще всего обнаруживаются в виде образования складок или бугорков с внутренней стороны ее, которые на срезах выявляются как гребенчатые выросты или бугорки (рис. 2). Иногда такие бугорки бывают и с наружной стороны оболочки. Реже можно было обнаружить, что внешний слой оболочки со стороны фолликула местами как бы растворяется и образует сеточку или «анастомозы» между оболочкой и фолликулярными клетка-

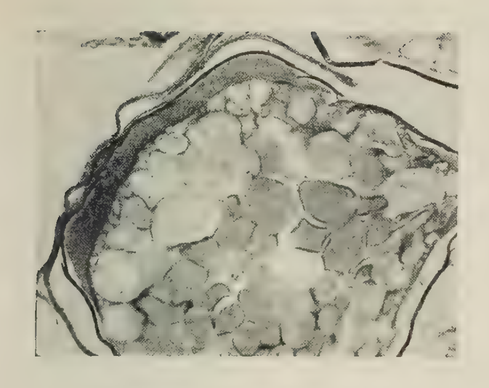


Рис. 1. Начало резорбции созревшего овоцита сельди: выход плазмы под оболочку
Окуляр 12,5, объектив 10

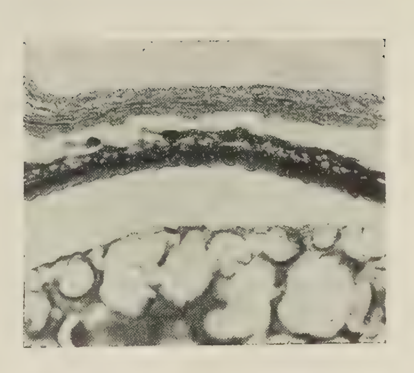


Рис. 2. Начало резорбции созревшего овоцита: разрушение оболочки
Окуляр 10, объектив 40

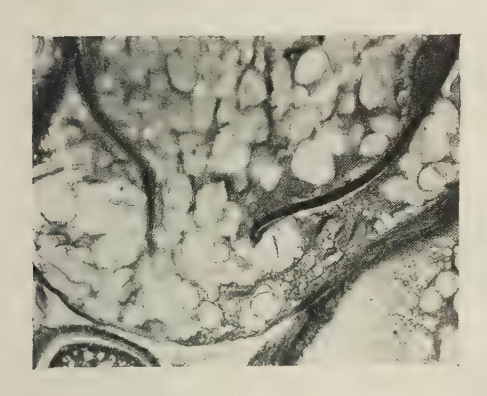


Рис. 3. Разрыв оболочки созревшего овоцита (резорбция)
Окуляр 12,5, объектив 10

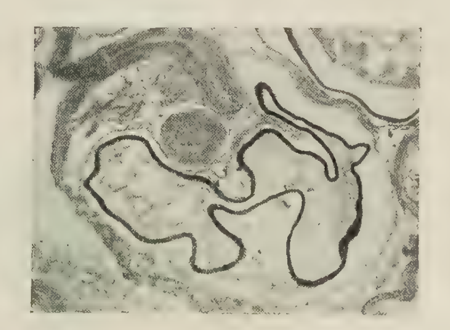


Рис. 4. Резорбирующийся зрелый овоцит
Окуляр 10, объектив 10

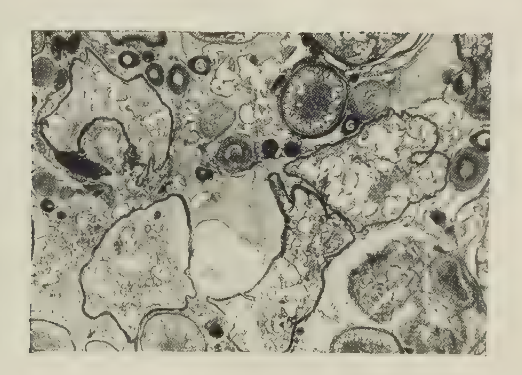


Рис. 5. Общий вид яичника с резорбирующимися зрелыми овоцитами
Окуляр 12,5, объектив 3,5

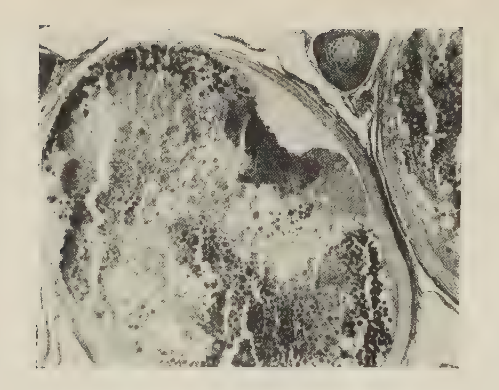


Рис. 6. Начало резорбции овоцита конца трофоплазматического роста: разбухание оболочки и выход ядра под оболочку
Окуляр 12,5, объектив 10

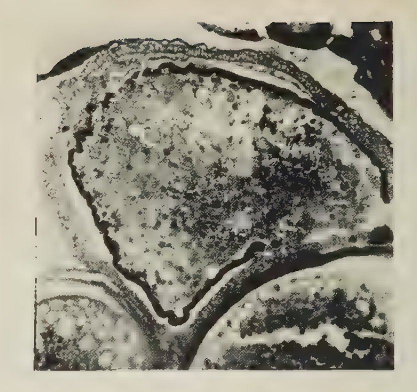


Рис. 7. Резорбция овоцита конца трофоплазматического роста
Окуляр 12,5, объектив 10

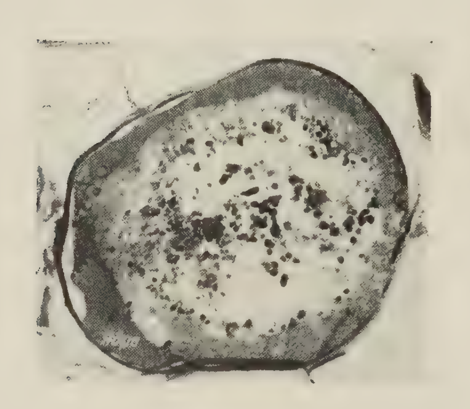


Рис. 8. Начало резорбции овоцита конца трофоплазматического роста: выход плазмы и ядра под оболочку
Окуляр 12,5, объектив 10

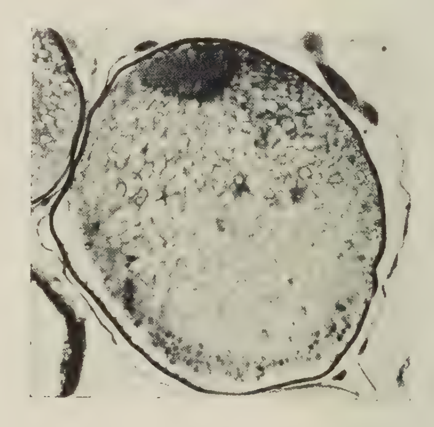


Рис. 9. Нормально развивающийся овоцит в процессе предовуляционного дозревания
Окуляр 10, объектив 9

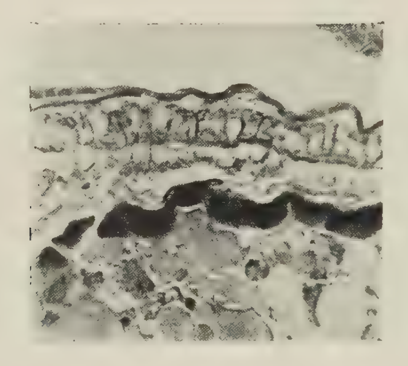


Рис. 10. Клетки фолликула во время резорбции овоцита конца трофоплазматического роста
Окуляр 12,5, объектив 40

ми (см. рис. 2). Последние, по-видимому, выделяют какой-то секрет, который и является непосредственной причиной разрушения оболочки (Казанский, 1949; Сакун, 1957). Структура оболочки нарушается, крепость ее уменьшается и часто она в одном или нескольких местах разрывается и содержимое яйца изливается под фолликулярную оболочку (рис. 3). Однако оболочка рассматриваемой стадии овоцита в процессе его резорбции не распадается на мелкие части и не исчезает еще до конца резорбции содержимого овоцита, как это наблюдается при резорбции овоцитов периода трофоплазматического роста (см. ниже). Резорбция плазмы и желтка чаще всего происходит внутри оболочки (рис. 4). Упомянутый выше предполагаемый секрет только нарушает структуру оболочки, что, по-видимому, необходимо для рассасывания содержимого яйца; возможно, что этот же секрет способствует рассасыванию и самого содержимого. Форменные элементы крови или другие клетки внутри резорбирующегося яйца встречаются редко. Фолликулярные клетки не претерпевают таких сильных изменений, какие наблюдаются в момент резорбции овоцитов конца трофоплазматического роста (см. ниже). Общий вид яичника с резорбирующимися овоцитами этой стадии развития показан на рис. 5.

Сбор проб от яичников сельдей, находящихся в IV—V стадиях зрелости для гистологических исследований был затруднен тем, что эта стадия довольно кратковременна и потому встречается редко. Нами были собраны перед плотиной пробы от 44 таких яичников. В материалах 1956 г. оказалось всего две пробы яичников сельдей IV—V стадий зрелости и в обеих пробах овоциты, готовые к овуляции, были в процессе резорбции. В 1957 г. в этом отношении были исследованы 23 сельди, из них в 12 яичниках (52%) овоциты, готовые к овуляции, оказались резорбирующимися. Но в 1958 г. среди 25 самок той же стадии зрелости не было ни одной с явно резорбирующимися овоцитами. Только в шести из них попались отдельные овоциты, у которых оболочки имели частичную и незначительную гребенчатость; никаких других признаков резорбции не было. Эти данные полностью соответствуют условиям нереста, возникавшим в последние 3 года. В 1958 г. благодаря очень большим скоростям течения дозревание овоцитов первой порции икры и их вымет прошли успешнее, чем в предыдущие 2 года.

Обратимся теперь к резорбции овоцитов, находящихся в фазе конца трофоплазматического роста. Резорбция их наблюдалась у сельдей с яичниками в IV—V стадиях зрелости (перед овуляцией) и с яичниками в VI—IV стадиях (после вымета первой порции икры).

Видимый процесс резорбции таких овоцитов начинается с разбухания его оболочки (рис. 6), появления на ее внутренней поверхности бугорков; затем она начинает делиться на мелкие части в виде полуподковок, съеживается, распадается и окончательно растворяется (рис. 7). Разрушение оболочки происходит, по-видимому, под влиянием секрета, выделяемого фолликулярными клетками, о чем уже говорилось выше.

Часто, но не всегда, видимый процесс резорбции начинается не с распада оболочки, а с выхода части плазмы под оболочку яйца (рис. 8). У нормально созревающих яиц ядро, одновременно с разжижением и ростом желточных гранул и концентрацией плазмы на будущем анимальном полюсе, продвигается на край яйца и, достигнув последнего, растворяется среди сконцентрированной здесь плазмы (рис. 9). У резорбирующихся овоцитов ядро начинает перемещаться несколько раньше, ядрышки его с периферии смещаются, рассеиваются по всему ядру и растворяются. У некоторых овоцитов оболочка ядра растворяется, и ядро рассеивается, не доходя до края овоцита. Но обычно ядро доходит до него, иногда разбухая и затем изливается под оболочку, как и плазма — иногда вместе с ней, а иногда отдельно (см. рис. 8). Резорбция содержимого овоцита начинается после разрушения оболочки. К этому времени

клетки фолликула очень сильно увеличиваются, приобретая удлиненную форму. В них видны захваченные зернышки желтка; это заставляет предполагать, что его резорбция происходит путем фагоцитоза (рис. 10).

Нам встретилась одна сельдь (1957 г.) с резорбирующимися овоцитами первой порции икры, находящимися в момент перехода от конца трофоплазматического роста к предовуляционному созреванию; иногда встречались также сельди с яичниками VI—IV стадий зрелости, у которых, наряду с резорбцией старших овоцитов, начиналась резорбция овоцитов начала трофоплазматического роста. В этом случае резорбция начиналась с разрушения ядра.

Во всех случаях, когда сельди имели нормальные овоциты предовуляционной фазы, овоциты трофоплазматического роста также были нормальными, без следов резорбции и, наоборот, у большинства сельдей, имеющих предовуляционные овоциты в процессе резорбции, овоциты конца трофоплазматического роста также были в начале резорбции.

Среди сельдей, выметавших первую порцию икринок (VI—IV стадии зрелости), рыбы с резорбирующимися овоцитами второй порции икры составляли значительный процент: в 1956 г. из 27 гистологически изученных яичников, восемь были с резорбирующимися овоцитами (30%); в 1957 г. из 54 изученных — 20 (37%), в 1958 г. из 90 изученных — 61 (68%) были с начальными признаками резорбции. Овоциты фаз трофоплазматического роста в остальных яичниках были бы резорбированы после ската сельдей из реки. К такому заключению приводит нас тот факт, что все гистологически изученные яичники покатных сельдей, т. е. скатывающихся после нереста (171 шт.), содержали остаточную икру в виде двух порций. Икринки наиболее зрелой порции были в фазе конца трофоплазматического роста, а менее зрелой — в фазе первоначального накопления желтка. Таким образом, сельдь в последние 3 года (после постройки Каховской плотины) выметывала только одну порцию икры. Остальные порции не достигали окончательной зрелости и подвергались резорбции. В 1956 и 1957 гг. часть сельдей совсем не смогла отнереститься и все три порции икринок у них подверглись резорбции.

Гистологических исследований яичников или просчета икринок у покатных сельдей в годы до постройки Каховской ГЭС не производилось и поэтому трудно сказать, сколько порций обычно выметывалось днепровской сельдью. Изучение яичников покатных дунайских сельдей (Шереметьева, 1953) показало, что выметывание всех трех порций икры у нее происходит не часто, так как из 42 исследованных покатных сельдей у 20 оказались невыметанными вторая и третья порции, а у 22 — третья порция. Сельдей, освободившихся от всех трех порций икры, среди этих рыб не было, но, судя по очень малому весу яичников покатных сельдей из материала П. И. Павлова, Л. А. Шереметьева считает, что полный вымет икры у некоторых сельдей все же происходит. По всей вероятности, такое же заключение применимо и к днепровской сельди.

Судя по весу яичников покатных днепровских сельдей (в % от веса тела), мы можем только сказать, что до сооружения Каховской плотины сельди в среднем выметывали большее количество икринок, так как в

Таблица 2

Вес яичников покатных сельдей (в % к весу тела)

Годы	Средний	Колебания	Число рыб	Примечание
1952	6,2	2,7—11,4	21	Данные П. И. Павлова
1953	8,2	1,1—16,0	54	
1956	9,4	3,3—17,3	55	Данные автора
1957	9,9	4,3—16,9	27	
1958	9,5	4,0—18,8	123	

яичниках покатных оставалось в среднем меньше икринок, чем в последующие три года (табл. 2).

В первый же нерестовый сезон после сооружения Каховской плотины на нерестилище у г. Новой Каховки мы обнаружили очень большое количество мертвых, только что выметанных икринок, еще не успевших разбухнуть. Процент мертвых икринок сельди в уловах здесь в 1956 г. составил 46,5 в 1957 г.— 44,3 и в 1958 г.— 36,3. Как уже отмечалось, основной нерест в 1958 г. произошел несколько ниже, чем в предыдущие 2 года. При этом оказалось, что на основном нерестовом участке процент мертвых икринок резко сократился: ниже с. Днепряны (ниже рукава Речище) он составил всего 13,5 у с. Львово — 23,1 (в последнем случае, по-видимому, добавилась гибель икринок на более поздних стадиях развития).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проходные сельди, несомненно, теснее других видов рыб связаны с течением воды в реке в период размножения. Нерестовая миграция, дозревание половых продуктов, акт икрометания, эмбриональное развитие — все это у сельди непосредственно зависит от скорости течения (разумеется, не только от него). Поэтому уже a priori можно считать, что чувствительность рефлекторной цепи: экзорецепторы — акт икрометания к изменениям скорости течения у сельди должна быть особенно велика. Несомненно также, что реакции в этой цепи зависят не только от величины изменения скорости течения, но и от физиологического состояния организма.

Нерестовая миграция и созревание половых продуктов требуют повышенного обмена в организме рыбы. Но в момент предовуляционного дозревания овоцитов и икрометания интенсивность обмена должна быть особенно велика (Вернидуб, 1940, Калашников, 1939, Калашников и Скадовский, 1940, Гербильский, 1951, Иванова, 1953, H. Buchmann, 1940). Имеющиеся по этому вопросу данные позволяют считать, что процессы предовуляционного дозревания яиц сельди прямо или косвенно связаны с определенным уровнем обмена. С большой долей вероятия можно предполагать, что в случае возникновения причин, усиливающих этот обмен, происходит ускорение процессов дозревания яиц; при возникновении причин, снижающих обмен, предовуляционное дозревание не наступает, икринки резорбируются. Одной из причин повышения уровня обмена у сельди является усиление мышечной работы, которое становится необходимым при ускорении течения в реке и которое, по-видимому, создает необходимые условия обмена для быстрейшего предовуляционного дозревания овоцитов. Только таким образом, нам кажется, можно объяснить тот факт, что основной нерест сельди происходит тем ниже по реке, чем больше скорость течения и, наоборот, что по мере прохождения сезона нереста и уменьшения скорости течения нерест одноразмерных групп сельди происходил все выше, что в годы с большими скоростями нерест более дружный (конечно, последнее зависит и от температуры). Только этим можно объяснить и тот факт, что после сооружения Каховской плотины у сельди дозревает и вымётывается лишь первая порция икринок, а остальные овоциты не достигают предовуляционного состояния и резорбируются. Как уже отмечалось выше, у сельди и в обычных условиях, до зарегулирования стока реки, далеко не всегда происходит дозревание второй и третьей порций икринок. Дозревание их зависит не только от внешних факторов (например, температура воды), но, вероятно, и от внутренних — от степени расхода энергетических и пластических запасов и степени истощения эндокринных желез (щитовидной железы и гипофиза) после вымета первой порции икринок. Дунайская сельдь за время нерестовой миграции теряет

в среднем 40—50% своего веса, а днепровская до 30% (по данным П. И. Павлова). Об истощении щитовидной железы у рыб после нереста (правда, у рыб с разовым икрометанием) имеются указания в литературе (Иванова, 1951; Бехтина, 1947; Конрадт, 1949). У судака из залива Пярну гипофиз после нереста не в состоянии быстро восстановить свой секрет и потому, как полагает автор, имеющаяся в яичнике вторая порция икринок не дозревает и не выметывается (Казанский, 1949). Когда плотина преграждает путь сельди, то возможность стимуляции обмена отпадает, так как рыба, во-первых, не может двигаться вверх против течения, а во-вторых, и скорость течения во второй половине нерестового периода резко падает. Это, по-видимому, и является причиной нарушения деятельности яичника, остановки в развитии овоцитов и их резорбции. Известно, что задержка в развитии овоцитов у рыб после прохождения стадии трофоплазматического роста ведет к их резорбции (Гербильский, 1951).

Не исключена возможность, что сама резорбция совершенно зрелых невыметанных овоцитов, нарушая деятельность яичника, также ведет к резорбции последующих порций овоцитов. По крайней мере в большинстве яичников с резорбирующимися зрелыми овоцитами начали резорбироваться и овоциты конца трофоплазматического роста.

Причины резорбции готовых к овуляции овоцитов другие. Как известно, рыбы в момент икрометания очень чувствительны к изменениям тех факторов среды, по отношению к которым выработались рефлексы, связанные с актом икрометания. Поэтому изменение этих факторов ведет обычно к задержке или прекращению нереста. Такое явление мы наблюдаем и у сельди перед Каховской плотиной. По всей вероятности, сельдь теряет необходимые ей для акта икрометания тонус и ориентировку на течение, так как ей приходится возвращаться, отходя от плотины, а ниже, на довольно значительном расстоянии от плотины, происходят резкие и частые колебания скоростей, распределение потоков в русле нарушается завихрениями. В результате нарушаются и рефлексы икрометания.

Интересно, что в это время инстинкт размножения у многих сельдей как бы снимается, а инстинкт питания снова становится доминирующим и они начинают интенсивно питаться, еще не отметав первой порции икры. Показательно, что в 1958 г., когда основной нерест происходил ниже, резорбирующихся готовых к вымету яиц не обнаружено; питающихся до нереста сельдей также не найдено. Таким образом, причина резорбции готовых к вымету икринок у многих сельдей в 1956 и 1957 гг. заключалась в нарушении условий икрометания и задержки икринок в яичнике. Часть сельдей, по всей вероятности, выметывает передержанную (перезрелую) икру, а возможно, даже и задетую процессами резорбции, чем мы и склонны объяснить очень большой процент мертвых только что выметанных в реку икринок. Некоторую долю (вероятно, небольшую) погибших икринок следует отнести за счет нападения на них циклопов. Перезревание ведет не только к гибели икринок непосредственно после вымета, но и к снижению жизнеспособности развивающихся эмбрионов (Привольнев и Харченко, 1940; Нусенбаум, 1949). Нарушение икрометания наблюдается только у части сельдей — вероятно у тех, которые имеют наиболее чувствительные экзорецепторы и нейро-эндокринную систему.

ВЫВОДЫ

1. Из-за неблагоприятных условий для икрометания перед Каховской плотиной (особенно в маловодные годы) многие сельди не выметывают икру; готовые к овуляции икринки резорбируются.

2. В условиях зарегулированного стока р. Днепра у сельди дозревает и выметывается только одна порция икринок; остальные две порции икринок (фаз трофоплазматического роста) резорбируются.

3. Очень большой процент мертвых, только что выметанных в реку икринок, по всей вероятности, объясняется снижением качества икринок из-за передержки (перезревания) в яичниках многих сельдей.

4. Расход воды в нижнем бьефе порядка 6000—7000 *м*³/*сек* (средний ежемесячный) создает благоприятные условия для выметывания первой порции икринок сельди.

5. Необходима разработка биотехники искусственного разведения сельдей перед Каховской плотиной. В настоящее время следует уделять должное внимание охране сельди во время ее хода и нереста (запретный для лова период).

ЛИТЕРАТУРА

Бехтина В. Г., 1947. Гистологическое исследование щитовидной железы осетровых в период нерестной миграции, нереста и поката, Тр. лабор. основ рыбоводства, т. 1.

Вернидуб М. Ф., 1940. Некоторые данные по морфологии и физиологии яиц судака (Lucioperca lucioperca L.) в период так называемой IV и V стадии зрелости, Докл. АН СССР, XXIX, № 3.

Владимиров В. И., 1955. Условия размножения рыб в нижнем Днепре и Каховское гидростроительство, Изд. АН УССР.— 1957. Условия размножения проходных рыб в Днепре в первый год его зарегулирования Каховской ГЭС, Рыбн. х-во, 8.

Гирбильский Н. Л., 1951. Биологические основы и методика планового воспроизводства осетровых в связи с гидростроительством, Вестн. Ленингр. гос. ун-та, № 9.

Иванова М. Ф. и Додзина Ф. И., 1957. Гистологический анализ половых желез волжских проходных сельдей в период миграции и нереста, Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та № 228, Сер. биол. наук, вып. 44.

Иванова С. А., 1951. Изменения в щитовидной железе осетров и севрюг в преднерестовый и нерестовый период в условиях бассейна. Вестн. Моск. гос. ун-та № 2— 1953. Гистологические исследования гонады, щитовидной железы и гипофиза стерляди Acipenser ruthenus при содержании ее в естественных — речных и прудовых условиях, Докл. АН СССР, т. XCI, № 3.

Калашников Г. Н., 1939. Состав крови осетровых рыб в связи с обменом на различных стадиях полового цикла, Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 33.

Калашников Г. Н. и Скадовский С. Н., 1940. Наблюдения над физиологией осетровых рыб в период размножения в связи с проблемой искусственного рыборазведения, Зоол. ж., т. XIX, вып. 4.

Казанский Б. Н., 1949. Особенности функции яичников и гипофиза у рыб с порционным икрометанием, Тр. лабор. основ рыбоводства, т. II.

Конрадт А. Г., 1949. Исследование главных эндокринных органов онежской семги в связи с биологией ее размножения, Там же.

Лапицкий И. И., 1949. О заводском воспроизводстве проходных сигов Ладожского озера, Там же.

Нусенбаум Л. М., 1949. Перезревание икры как причина снижения ее рыбоводных качеств, Там же.

Петропавловская В. Н., 1952. Результаты анализа половых желез самок и самцов белуги, задержанных Кочетовским шлюзом. Рыб. хоз., № 10.

Привольнев Т. И. и Харченко Л. Н., 1940. Стойкость эмбрионов развивающихся из перезрелой икры рыб, Докл. АН СССР, т. XXIX, № 1.

Сакун О. Ф., 1957. Анализ состояния половых желез у сырти, проходящей через Кегумский рыбоход, Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, № 228, сер. биол. наук, вып. 44.

Троицкий С. К., 1949. Биология речного периода, запасы и воспроизводство кубанских рыбца и шемаи, Тр. рыбоводно-биол. лабор. Азчеррыбвода, вып. 1.

Шереметьева Л. А., 1953. Плодовитость дунайской сельди, Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР, № 28.

Buchmann H., 1940. Hypophyse und Thyreoidea im Individualzyclus des Herings, Zool. Jahrb., 66, Abt, Anat.

EFFECT OF THE DNIEPR FLOW REGULATION AT KAKHOVKA HYDROPOWER STATION ON THE DEVELOPMENT OF GONAD PRODUCTS IN HERRING

V. I. VLADIMIROV

Institute of Hydrobiology, Academy of Sciences of the Ukrainian SSR (Kiev)

Summary

Under the regulated Dniepr flow only one portion of eggs is spawn and attains maturity in herring whereas two other portions of eggs (phase of trophoplasmotic growth) are absorbed. Due to unfavourable spawning conditions before the damb (in particular in low water years) many herrings do not spawn at all, thereby eggs ready to ovulation are absorbed. A high percentage of dead newly spawn eggs is found in the river which is very likely due to the quality decrease of eggs as a result of their overmaturation in the ovaries of many herrings. Water expenditure in the tail-water is of the order of 6.000—7.000 m^3 per sec which creates favourable conditions for the spawning of the first portion of eggs.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПОДВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКИ ИСКОПАЕМЫХ ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНЫХ ГРЫЗУНОВ

И. М. ГРОМОВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Обычно любое сколько-нибудь детальное и продолжительное изучение достаточно многочисленных остатков ископаемых животных приводит исследователя к построению системы и восстановлению процесса формообразования. При этом палеозоолог, чаще, чем зоолог, изучающий современных животных, оказывается вынужденным искусственно разграничивать работу в обоих этих направлениях. В силу недостатка, фрагментарности и неточной датировки палеонтологических документов во многих группах приходится долгое время ограничиваться только установлением ориентировочной систематической принадлежности остатков. При изучении ископаемых млекопитающих на этом этапе исследования почти не приходится пользоваться подвидовыми категориями, в особенности для древнетретичных фаун, обычно не представленных достаточными сериями костей, во всяком случае крупных форм. Значительно чаще имеет такую возможность палеотериолог-четвертичник, в особенности изучающий мелкие формы, в том числе ископаемых грызунов.

Существует, однако, мнение, что подвид в палеонтологии вообще не нужен, а что всякое замеченное отличие или изменение должно считаться видовым. Такого представления еще и сейчас придерживается большинство зарубежных специалистов в области палеонтологии беспозвоночных. Они полагают, что вид — это чисто искусственное, субъективное, построение ученого, созданное в помощь стратиграфии, и что никакая объективная реальность в жизни прошлого ему не соответствует. Будучи в основной своей массе палеозоологами «геологического направления», они продолжают пользоваться в систематике так называемым типологическим, или морфотипическим, методом, который сто лет назад еще безраздельно господствовал также и в неонтологии. Образцом вида в этом случае считается не популяция, а типичный экземпляр, и к тому же виду относят достаточно сходных с ним особей из того же или другого горизонта. Таким путем из единой естественной популяции какой-либо эпохи выхватывается группа особей с признаками, обычно лежащими вне модального класса их изменчивости, и создается один или несколько видов. Для обозначения систематической принадлежности остальных ее экземпляров пользуются открытой номенклатурой, определяя их как сходные (conformis или affinis) с типичным видом. Подвидовыми категориями такие исследователи не пользуются, да при таком понимании вида само представление о подвиде в палеонтологии оказывается излишним.

Согласно другой точке зрения, которую разделяют все палеонтологи позвоночных и на которую переходит все большее число палеонтологов беспозвоночных (в СССР почти все), вид в прошлом так же реален и объективен, как и в настоящем. Защищающие этот взгляд палеонтологи «биологического направления» полагают, что, как и в неонтологии, основой изучения должны быть популяции и непосредственно наблюдаемый или математически восстанавливаемый размах изменчивости характеризующих ее признаков. Вся совокупность особей популяции как в пространстве, так и во времени, при наличии достаточных различий ее от других родственных популяций или их групп, должна объединяться в вид. При таком понимании вида подвиды в палеонтологии представляются систематическими категориями, равнозначными таковым современных животных, и ими широко пользуются многие палеозоологи, в том числе и для целей стратиграфии.

Обе точки зрения нашли свое отражение как в специальных, так и в ряде более общих палеонтологических работ. Не безынтересно отметить непримиримость обеих позиций некоторых зарубежных систематиков, выявившуюся во время лондонского симпозиума 1956 г., посвященного вопросу о виде в палеонтологии (The species concept in palaeontology, London, 1956). При этом в своих рассуждениях многие авторы охотно пользуются всевозможными названиями для «разных» видов: biospecies (биологический вид), morfospecies (морфологический вид) holomorfospecies, chronospecies и другие [см. также Симпсон (D. Simpson, 1951), Кэйн, 1958]. Такая терминология создает у читателя неверное представление о каких-то различных видах, тогда как по существу речь идет о едином виде, выделенном различными способами в соответствии с особенностями признаков, совокупность которых его характеризует и возможностями, которыми располагает исследователь, изучающий данный материал.

Рассмотрение деталей существующих разногласий выходит за рамки настоящей статьи. Разбор некоторых из них по материалам упомянутого симпозиума сделан недавно В. И. Громовой (1959а). Укажем лишь, что вместе с подавляющим большинством отечественных палеозоологов мы всецело присоединяемся ко второй из изложенных точек зрения и считаем бесспорным единство закономерностей формообразования для современного и предшествующих этапов этого процесса, равно как и применимость критерия хиатуса для распознавания видов и отсутствие последнего, при географической или стратиграфической разобщенности, для подвидов. Точнее: подвидами в палеонтологии целесообразно признавать такие формы, которые при различных во времени или в пространстве ареалах характеризуются наличием у них хорошо выраженных, хотя и трансгрессирующих, морфологических различий, непосредственно или косвенно отражающих постепенное («клинальная» изменчивость) или прерывистое (прерывистая изменчивость) изменение условий существования вида в пространстве или во времени; для современных подвидов эти различия считаются обратимыми [1].

В настоящее время все согласны с тем, что видовые и внутривидовые систематические категории современных животных и растений в идеале следует характеризовать совокупностью признаков, начиная с типа организации белков и особенностей физиологических процессов, и кончая признаками поведения и строения. При этом в зависимости от стадии обособления вида и направления процесса формообразования могут быть уловлены то те, то другие из соответствующих изменений. Наиболее грубыми и несовершенными показателями являются морфологиче-

---

[1] Морфологически характеризуемые формы ниже подвида не могут быть уловлены на материале, изучаемом автором, почему соответствующие вопросы здесь не обсуждаются.

ские, в особенности макроморфологические, появляющиеся в процессе эволюции позднее других. Однако сколь не недостаточен подобный критерий, особенно для характеристики внутривидовой дифференциации, и сколь нежелательно изучение ее тонкими методами биохимического, гисто- и экологофизиологического, а также генетического анализов, палеозоолог в силу специфики материала лишен возможности ими пользоваться. Мало того, хорошо известно, что применение морфологического критерия возможно здесь только по отношению к признакам строения скелетных образований (мягкие ткани в подавляющем числе случаев не подвергаются фоссилизации) и изначально ограничено неполнотой геологической летописи. Эта последняя ограничивает также возможности использования для характеристики подвидов географического критерия.

Важно подчеркнуть, что оба критерия, как морфологический, так и географический, используются палеонтологом не только в пространстве, но и во времени: процесс формообразования неизбежно происходит в двух измерениях. Поэтому вряд ли целесообразно настаивать на каком-то самостоятельном «историческом» критерии вида и подвида, как это иногда предлагается. Такое противопоставление лишает необходимой историчности оба основные показателя, разрывая наше представление об единстве настоящего и прошлого в истории систематических групп.

Необычайные успехи тонких экспериментальных методов исследования микроструктур и жизненных «микропроцессов» породили в последнее время несколько пренебрежительное отношение к макроморфологическому методу исследования в систематике животных. «Морфологический метод сам по себе бессилен даже правильно описать реально существующие формы дифференциации вида» (Завадский, 1957, стр. 29); «Морфологический вид — это выражение нашего невежества» (Кейн, 1958, стр. 155) — таковы крайние взгляды. Поэтому следует вновь и вновь обратить внимание на возможности, доставляемые палеонтологическим материалом и морфологическим методом его изучения, в особенности в связи с сильно развившимися за последнее время тафономическими исследованиями, вскрывающими закономерности возникновения неполноты геологической летописи (Ефремов, 1950), основные представления о которой сформулированы еще Ч. Дарвином. Сделать это следует еще и потому, что вопрос о виде и разновидностях в палеонтологии далеко не является чисто теоретическим, а тесно связан с практическими запросами геологии: на видовых и подвидовых различиях так называемых «руководящих форм» ископаемых животных строится стратиграфия разнообразных отложений. Так, стратиграфия континентальных отложений мезо- и кайнозоя основывается в значительной степени на данных палеонтологии позвоночных, а позднейшего отдела кайнозоя — четвертичного периода, или антропогена,— по преимуществу на палеонтологии млекопитающих. Можно привести много примеров того, когда отсутствие ископаемых остатков в широко распространенных и литологически хорошо характеризуемых толщах кайнозоя приводит к весьма широкому толкованию их возраста. Таковы, например, скифские или сыртовые глины, многие четвертичные лёссы и некоторые другие.

Упомянутые выше критерии вида и подвида, применяемые в палеонтологии, легко улавливаются на географически и стратиграфически значительно разобщенном материале, для которого хиатус нередко значительно усиливается (а часто даже создается) неполнотой геологической летописи. Если же речь идет о последовательно отлагавшихся в одном районе сериях достаточно многочисленных остатков одной формы, выявляющих постепенность изменения признаков, вопросы разделения видов и подвидовых форм оказываются гораздо более сложными, а установление этих последних — в значительной мере условным, основывающимся на искусственно выделенной совокупности остатков. Начиная с Ч. Дарвина, рядом авторов неоднократно отмечались также и другие

особенности палеозоологического материала, затрудняющие и ограничивающие его использование как для целей систематики, так и для выяснения процесса формообразования, в том числе и в отношении остатков млекопитающих (Борисяк, 1947; Громова, 1941; Симпсон, 1948; Федотов, 1940 и др.).

МАТЕРИАЛ

За последние 10 лет нами были исследованы многие десятки тысяч ископаемых и полуископаемых костей позднечетвертичных грызунов из местонахождений, возраст которых определяется от конца среднего плейстоцена до позднеголоценового. Основная масса их происходит из пещерных отложений, где они накапливаются в результате разрушения пищевых остатков (погадок и экскрементов) дневных и ночных хищных птиц и млекопитающих. Тафономические особенности местонахождений этого рода кратко обсуждены нами в специальной статье (Громов, 1955). Массовость материала в сочетании со значительной длительностью отложения и во многих случаях ничтожным переотложением, равно как и сравнительно просто учитываемая выборочность (охотничий выбор, осуществлявшийся хищником) являются существенными преимуществами, а трудность синхронизации с внепещерными местонахождениями — существенным недостатком местонахождений этого рода. Кроме пещерных находок, большое число исследованных нами костей грызунов происходит из древних и современных аллювиальных отложений, главным образом руслового аллювия, где они находятся во вторичном залегании или даже неоднократно переотложены и представляют собой смесь остатков различного геологического возраста. Первоначальным источником накопления основной массы остатков и здесь была охотничья деятельность хищных птиц (а также гибель грызунов во время паводков). Однако к первичной «биологической» выборочности здесь в дальнейшем присоединяется гидродинамическая выборочность, действовавшая при переотложении. Тафономические особенности местонахождений этого рода, а также возможности выделения остатков различного геологического возраста на основании особенностей сохранности обсуждены нами в специальных статьях (Верещагин и Громов, 1952; Громов, 1957а). Наконец, часть изученных костей грызунов происходит из местонахождений типа природных ловушек, образующихся, например, в местах выходов нефти или там, где имеются озера с нефтяной «подушкой», а также из ископаемых «кротовин». Особенности тафономии местонахождений в нефтяных ловушках разобраны нами при анализе фауны грызунов бинагадинского четвертичного «кладбища» на Апшеронском п-ове (Громов, 1952).

ТРУДНОСТИ УСТАНОВЛЕНИЯ ВНУТРИВИДОВЫХ КАТЕГОРИЙ ИСКОПАЕМЫХ ГРЫЗУНОВ

Значительная часть костей из упомянутых местонахождений, главным образом остатки черепа, была изучена сравнительно-морфологическим методом, для чего, как правило, привлекался современный остеологический материал из тех же районов или, если ареал вида к настоящему времени изменился, из ближайших частей нового ареала. Это позволило для ряда видов достаточно полно восстановить в более или менее непрерывном виде процесс изменения некоторых признаков за наиболее поздний отрезок их геологической истории (Громов, 1952, 1957 в—д). Поскольку длительность его, вероятно, не превышает 40 тыс. лет, т. е. является непродолжительной даже в сопоставлении с незначительной длительностью всего плейстоцена (вряд ли многим более 500 тыс. лет), возможно a priori предположить, что речь может идти лишь о внутривидовой дифференциации, скорее всего с начальных этапах формирования вида. Действительно, фактические данные подтверждают это предположение. При этом особый интерес для систематики приобретает выяснение

того, насколько правильно отражают палеонтологические данные темпы изменения форм во времени и каковы причины, создающие преувеличенное или преуменьшенное представление об этих темпах.

Остановимся на более подробной характеристике некоторых трудностей и источников возможных ошибок подобного рода, возникающих при установлении внутривидовой и видовой принадлежности остатков ископаемых позднечетвертичных грызунов. По крайней мере, некоторые из них могут встретиться и при разработке систематики ископаемых представителей других групп млекопитающих; известно также и более общее их значение, в том числе для восстановления так называемой «макроэволюции». Такие затруднения связаны: 1) с морфологической и биологической неравнозначностью ископаемых и сравниваемых современных материалов, 2) с недостаточно надежной геологической датировкой ископаемых остатков и 3) с неполнотой геологической летописи.

Морфологическая и биологическая неравнозначность ископаемых и сравниваемых современных материалов

Среди трудностей первой группы особенно существенны следующие.

А. Трудности, связанные с особенностями сохранности. Палеотериолог, изучающий мелких млекопитающих, как и «макропалеотериолог», ограничен в своих возможностях, с одной стороны, особенностями сохранности ископаемых остатков, а с другой — слабой изученностью сопоставимых признаков у современных форм. Ставшие в течение многих десятилетий традиционными некоторые стандартные приемы исследования скелета грызунов, преимущественно осевого черепа и зубов, часто оказываются мало пригодными для установления дифференциальных признаков, имеющих первостепенное значение для палеонтолога. Большинство из таких признаков лежит за пределами обычных интересов исследователя систематики и эволюции современных видов. Например, как мы уже указывали раньше (Громов, 1957), изучение видовых и в особенности внутривидовых различий ископаемых грызунов значительно затруднено невыясненностью отличительных признаков строения нижней челюсти у современных форм. Известно, что внутривидовая систематика последних строится, главным образом, на признаках внешнего строения, различиях в абсолютных размерах и реже — в пропорциях некоторых частей осевого черепа. В силу же особенностей сохранности ископаемых остатков, даже при наличии сопоставимых признаков, нередко имеется возможность изучения только тех из них, которые у данных видов вообще не дают стойких различий. Это создает преуменьшенное представление о степени внутривидовой изменчивости ископаемых форм.

Следует также указать на то, что среди современных грызунов открытого ландшафта имеются виды, хорошо отличные по внешним признакам, но в отношении строения скелета и, в частности, черепа либо отличающиеся не более, чем подвиды (например, сурок-байбак и серый сурок), либо безусловные видовые скелетные отличия имеют место лишь у географических рас из противоположных участков ареала, а у соседних форм соответствующие признаки проявляются как подвидовые. Эта разнокачественность, отражающая степень морфологического обособления видов и подвидов в современный момент их геологической истории, неоднократно могла находить свое отражение и в палеонтологических документах и вести к «занижению» вида до подвида. В связи с этим, а также из-за фрагментарности ископаемых остатков, являющейся правилом, некоторые авторы полагают, что палеозоологу вовсе не следует придерживаться «критерия захождения» для различения вида от подвида, а всякие достоверные отличия, хотя бы лишь в средних величинах, считать достаточными для описания особого вида. Такое предложение не представляется нам правильным; по своему смыслу оно мало чем от-

личается от полного отрицания подвидовых категорий в палеонтологии. За ним скрывается тенденция признания каких-то особых критериев для современных и ископаемых форм. Это может привести к построению двух параллельных и разнокачественных систем, т. е. к молчаливому согласию с тем, что в прошлом действовали какие-то иные закономерности, отличные от действующих сейчас. С другой стороны, при таком положении ограничиваются возможности дальнейшего исследования формообразовательных процессов во времени или оно оказывается направленным по ложному пути.

Указанное «занижение» в последующем, при исследовании более обильного материала, может быть выправлено и подвид «поднят» до вида. Следует также учесть, что если по многим признакам, не связанным друг с другом, имеются ясные, хотя и трансгрессирующие отличия, можно думать, что в недоступных палеонтологу частях организма были и абсолютные, видовые различия.

Б. Трудности, связанные с биологической неравнозначностью палеонтологических остатков и сравниваемых с ними современных материалов. Следует постоянно иметь в виду, что для ископаемых остатков грызунов очень трудно, а иногда и просто невозможно подобрать серии одновозрастные (в смысле стадии индивидуального развития животного) со сравниваемым современным материалом. Это в особенности относится к остаткам нижних челюстей, лишенных зубов, а также к челюстям таких видов, которые характеризуются постоянным ростом коренных. Если при этом учесть и то обстоятельство, что подвидовые признаки строения черепа в значительной их части являются закрепленными в пространстве или во времени признаками возрастной изменчивости, станет ясным, что при сравнении неоднородных в возрастном отношении остатков может легко создаться представление о наличии систематических различий при их действительном отсутствии. Особенно опасно в этом смысле сравнение между собой ископаемых остатков из тафономически разнокачественных первичных (пещеры, «кротовины») и из вторичных местонахождений, так как при переотложении косточки молодых зверьков разрушаются, а в остатках пищи сов и дневных хищных птиц в непереотложенных пещерных слоях накапливаются, напротив, в основном кости молодых и полувзрослых (subadultus) особей, преобладающих в популяции.

Неточность геологической датировки остатков

Имеется ряд трудностей, связанных с недостаточно надежной геологической датировкой ископаемых остатков.

К специфике ископаемого материала относится невозможность точной синхронизации отложений и заключенных в них остатков, что особенно может сказаться на результатах достаточно тонкого подвидового анализа, равно как и на стратиграфических выводах. Практически палеотериологу приходится иметь дело с сериями остатков неясных или в той или иной (обычно различной) степени смешанных в отношении геологического возраста. Каким бы его показателями ни руководствовался исследователь — физико-химическими, фациального анализа, древностью предметов материальной культуры,— никогда нет полной уверенности в том, что соотношение в степени древности сравниваемых серий установлено правильно. Это, разумеется, в особенности касается остатков, происходящих из древних аллювиальных отложений, нередко неоднократно переотложенных.

Как указывалось выше, достаточно большие серии костей ископаемых грызунов из первичных местонахождений накапливаются обычно лишь в пещерах, а из вторичных — в отложениях руслового аллювия. Для остатков из пещерных местонахождений следует особенно учитывать то из-

вестное обстоятельство, что к искажению представлений о действительной скорости формообразования (и о смене во времени целых ископаемых фаунистических комплексов) может вести несоответствие между скоростью накопления ископаемых остатков и процесса осадкообразования. В зависимости от преобладающего характера и интенсивности пещерного выветривания, быстрота отложения осадков оказывается весьма различной, а часто и изменяющейся во времени. Известно, например, что в некоторых пещерах Алтая и Северного Урала кости позднеплейстоценовых млекопитающих, в том числе и грызунов, лежат вместе с таковыми позднеголоценовых прямо на поверхности пещерных отложений.

Особенно сложно обстоит дело с датировкой остатков из руслового аллювия, переотложенных и часто разновозрастных. Все же и в этом случае возможно разделение на группы разной, хотя и несколько колеблющейся в пределах каждой из них, древности, пользуясь совокупностью данных геологического строения района и преобладающего характера эрозионной деятельности водного потока, а также особенностями сохранности самих костных остатков (Громов, 1957а). Такой материал будет, разумеется, значительно более разнороден в отношении геологического возраста, чем происходящий из пещер.

Несмотря на некоторую разновозрастность остатков из аллювия в пределах групп одной древности, в составе каждой из них, как правило, резко преобладают кости одного сравнительно незначительного отрезка времени, хотя и несколько отличного для сходных по древности групп из разных географических районов. Последнее следует иметь в виду и не исходить при сопоставлениях из абсолютной тождественности геологического возраста изучаемых форм.

При сравнении серий ископаемых остатков с таковыми соответствующих костей современных грызунов следует помнить, что для последних анализируемый материал представляет собой единовременную «пробу» из популяции, чего никогда не бывает в руках у палеотериолога, даже если он располагает геологически строго одновозрастным материалом.

Необходимо учитывать, что только при изучении остатков из многослойного первичного местонахождения, а лучше нескольких, имеющих разную тафономическую характеристику, можно достаточно полно и надежно оценить как состав и возраст фаунистического комплекса, так и действительную последовательность изменения признаков во времени.

Геологическая разновозрастность ископаемых остатков в равной степени затрудняет как выделение и установление геологического возраста подвидов, так и выяснение общего направления процесса формообразования.

Неполнота геологической летописи

Наиболее существенные трудности вызываются неполнотой геологической летописи.

Вся совокупность ее особенностей и их значение для воссоздания эволюционного процесса были недавно специально рассмотрены И. А. Ефремовым (1950). В силу закономерного сохранения в более поздних отделах геологической истории земли более разнообразных фаций («микрофаций», по терминологии И. А. Ефремова) и значительного числа местонахождений в них, характеризующихся первичным залеганием или лишь незначительным переотложением костных остатков, неполнота геологической летописи сказывается здесь сравнительно слабо. Однако действие ее приходится учитывать и для поздчечетвертичного времени, особенно в случае сопоставлений материалов из более ранних отделов антропогена с неравнозначными им в этом отношении более поздними.

Неполнота может сказываться в следующих направлениях.

А. Более редкие, а также одиночно живущие формы могут либо полностью выпадать из захоронения,

либо доходить до нас в виде незначительного числа остатков. Это неизбежно создает у исследователя неверное представление о значительной обособленности соответствующих форм в филогенетическом ряду и, следовательно, о прерывистости процесса формообразования. В этом случае, равно как и в следующем, «...переходные разновидности должны казаться новыми, хотя и близко родственными видами» (Дарвин, 1939, стр. 530).

Б. Фауна отдельных отрезков плейстоцена и голоцена может целиком выпадать из захоронения, иногда вместе с отложениями соответствующего возраста, отчего также создается неправильное представление о разрыве в развитии форм. Так, в пещерных отложениях времени позднего плейстоцена в ряде горных районов нередко отсутствуют отложения времени наибольшего похолодания: пещеры были в это время забиты льдом и осадконакопление в них прерывалось (Brunner, 1938 и др.). Однако и после исчезновения ледяных «пробок» в пещерах долгое время отсутствовали условия, благоприятные для поселения сов и других хищников или для накопления и фоссилизации остатков их пищи. В результате толща фаунистически охарактеризованных слоев прерывается палеонтологически немыми. Такое же выпадение палеонтологических документов, характеризующих ископаемые фаунистические комплексы, имеет место и в отношении аллювиальных отложений. Как уже отмечено, здесь захороняются преимущественно остатки, находящиеся во вторичном залегании, нередко неоднократно переотложенные и геологически разновозрастные, и обогащение ими соответствующих отложений определяется преимущественно тем, какого возраста отложения размывались и какова была их палеонтологическая характеристика.

В. Фауна отдельных ландшафтных зон в те или иные отрезки позднего плейстоцена также может оказаться неохарактеризованной. Так, в силу особенностей, неблагоприятных для накопления и захоронения ископаемых остатков мелких млекопитающих на территории современной лесной зоны и зоны тундры, а также горных районов, равно как и в силу закономерностей вскрытия имеющихся здесь местонахождений, остатки «микрофауны» позднего плейстоцена происходят в основной своей массе из области степной и полупустынной зон и, частично, лесостепи южной и центральных частей Русской равнины. При этом и на территории этой последней в прошлом, как и в настоящее время, накапливались преимущественно кости видов, населяющих открытые биотопы (Громов, 1955, 1957в), поскольку свойственные именно этим биотопам грызуны выборочно уничтожаются хищными птицами.

Здесь уместно предупредить об опасности излишне широкой экстраполяции данных о темпах формообразования, полученных для природных условий открытого ландшафта (степь, лесостепь) европейского умеренного климата. Эти территории претерпевали постепенные изменения в отношении дифференциации и смены природных зон во времени и в пространстве, и им соответствовала (как соответствует и сейчас) столь же постепенная смена форм, характеризующаяся так называемой «клинальной» изменчивостью признаков («хроноклины» Симпсона) (Simpson, 1943).

Механическое перенесение подобных данных также и на другие ландшафтные условия и территории с иным климатом, например на горные районы или континентальные степи внутренних частей азиатского материка, недопустимо.

Г. Выпадение из захоронения остатков всех или части особей популяции, в особенности редко встречающихся, признаки которых относятся к области

з а х о ж д е н и я   в а р и а ц и о н н ы х   р я д о в   д в у х   п о д в и д о в, т а к ж е   п р е д с т а в л я ю т   с о б о й   ч а с т н ы е   с л у ч а и   н е п о л н о т ы   г е о л о г и ч е с к о й   л е т о п и с и. В первом случае оно аналогично выборочному захоронению, во втором — выпадению редких и переходных форм. Таким путем искажается как картина внутрипопуляционной изменчивости (Imbrie, 1957), так и истинного хода процесса формообразования, в особенности внутривидовой дифференциации.

Представим себе наиболее простой случай, когда какой-либо признак последовательно сменявших друг друга во времени подвидов непрерывно и равномерно изменяется в одном направлении. Таково, в частности, из-

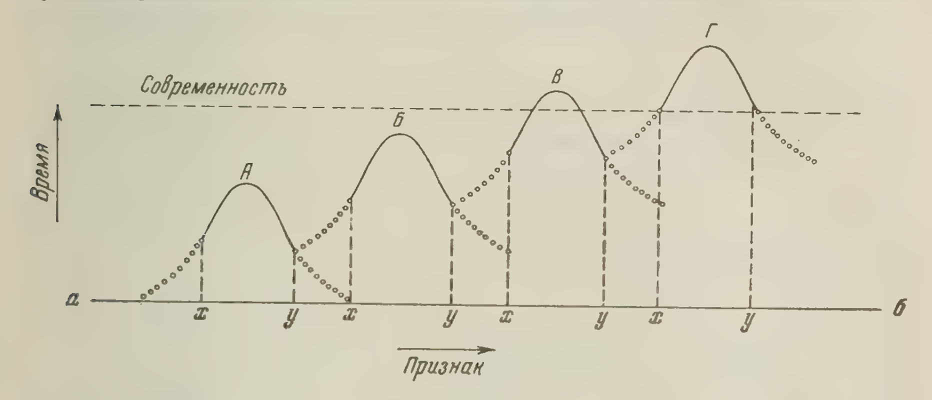


Рис. 1. Схема образования ложных разрывов в ряду непрерывного и равномерного изменения вида вследствие выпадения из захоронения особей внемодального класса

А — Г — полные (восстановленные) кривые изменчивости признака; *x — y* — проекция фактически наблюдаемых частей кривых (сплошная линия) на условную линию начального момента времени (*а — б*); *y — x* — то же для восстановленных частей кривых (пунктирная линия), характеризующих область ложного разрыва

менение размеров большинства видов грызунов и многих других млекопитающих плейстоцена, мельчающих по направлению к современности. Соответствующие вариационные кривые должны при этом заходить друг за друга таким образом, чтобы не менее 75% однородных остатков одной формы отличалось хотя бы по одному признаку от 100% остатков предшествующей или последующей в эволюционном ряду — таков один из условных, но вполне объективных признаков подвида (Майр, 1947; Кэйн, 1958). Однако в результате действия упомянутой закономерности неполноты геологической летописи из характеристики данного ископаемого подвида полностью или частично выпадает область захождения признаков, исследователь получит преувеличенное представление о прерывистости эволюционного процесса и подвид может быть легко принят за вид. На рис. 1, где так называемые нормальные кривые распределения *А — Г* изображают равномерное и непрерывное изменение признака за равные отрезки времени, видно, что проекция трансгрессирующих частей на условную линию начального момента времени (*а — б*) представлена равными отрезками *y — x*. Если эти подвиды или хотя бы один из них существовали более длительное время и поэтому (или по причинам тафономического порядка) были представлены большим числом особей, вероятность встречи остатков такого подвида в захоронении будет большей, в том числе и для особей из области захождения признаков. Схематичное изображение последнего случая представлено на рис. 2. Кривая *В′* характеризует здесь форму, более длительно существовавшую в неизменном состоянии на отрезке времени, заключенном между вероятными кривыми *В* и *Г*. Соответственно проекции областей ее захождения $y - x_1$ и $y_1 - x$ меньше, чем у равномерно изменяющихся форм. Упомянутый эффект ложной прерывистости эволюции как бы сглаживается здесь за

счет более полной характеристики той формы, жизнь которой соответствует более длительному сохранению во времени соответствующих благоприятных природных или тафономических условий. Если же смена тех и других, а соответственно и формообразовательный процесс происходили достаточно быстро, популяция была менее многочисленна и накопление остатков замедленным, вероятность захоронения особей из областной захождения вариационных рядов оказывается весьма небольшой. Возможно, что именно этим в значительной мере объясняется хорошо выраженная подвидовая дифференциация позднечетвертичных грызунов фауны бинагадинского местонахождения в восточной части Кавказского перешейка (Громов, 1952), где, в отличие от южных районов Русской равнины,

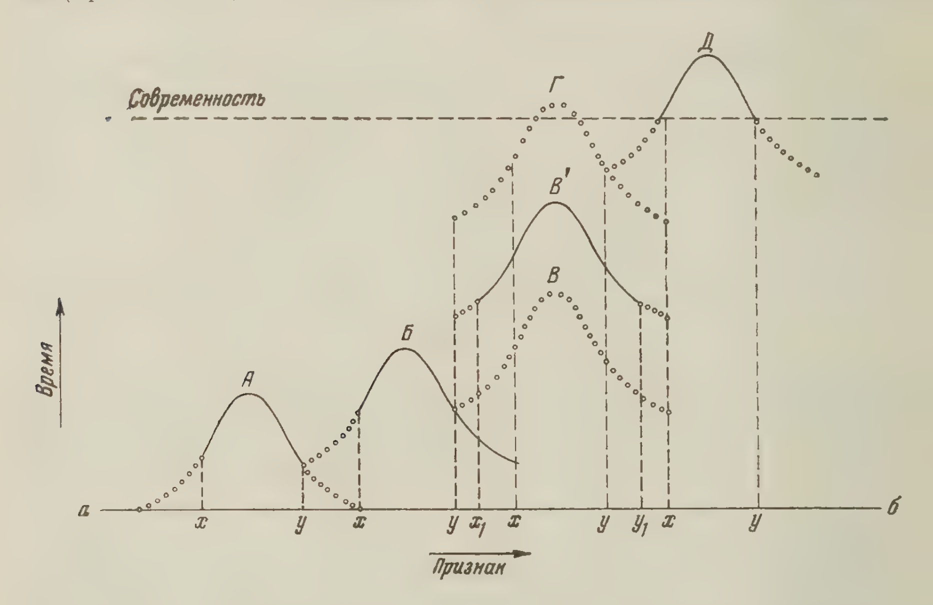


Рис. 2. Изменение характера ложных разрывов при увеличении длительности существования одной из форм в ряду непрерывного изменения вида от *А* до *Д*

В и *Г* — воображаемые кривые на крайних отрезках времени существования формы, охарактеризованной полной (восстановленной) кривой *В'*; $x_1 - y_1$ — проекция фактически наблюдаемой (увеличенной) части этой кривой; $y - x_1$ и $y_1 - x$ — то же для восстановленных ее частей, характеризующих уменьшенную область ложного разрыва. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

в это время происходили достаточно быстрые смены условий существования в связи с поднятием и оледенением Главного хребта. Впрочем, как в этом, так и в других подобных случаях должен быстрее идти и сам эволюционный процесс, отчего палеонтологический материал может отражать не ложную, а истинную его прерывистость.

Следует указать, что и в рецентном зоологическом материале, если он представлен небольшими сериями, крайние формы оказываются редкими или отсутствуют. Это обстоятельство особенно чувствительно сказывается при сопоставлении современных и ископаемых форм из одной и той же местности: районы сбора тех и других редко характеризуются желательной для изучения процесса формообразования степенью географической близости и полнотой рецентного сравнительного материала. В этих случаях во время производства палеонтологических работ «микротериологу» следует особенно рекомендовать одновременный сбор современных погадок хищных птиц, содержащих обильный и легко доступный остеологический материал по ряду современных видов из того же района.

Таким образом, особенности ископаемых остатков позднечетвертичных грызунов, связанные с их тафономической и биологической неоднородностью, а также с неполнотой геологической летописи, затрудняют и ограничивают палеотериолога в использовании «показателя морфологического разрыва» — единственного доступного ему критерия отличия вида от «хорошего» подвида, создавая о нем то преувеличенное, то преуменьшенное представление. Если при этом учесть, что момент наследственного закрепления формы, равно как и момент генетического разобщения, вообще не может быть уловлен на палеонтологическом материале, то естественно встает вопрос: не следует ли ограничиться лишь выделением руководящих форм не ниже видового ранга и изучением общего направления эволюционного процесса, отказавшись от выделения подвидов и, следовательно, от разработки палеозоологической основы детальной («тонкой») стратиграфии верхнечетвертичных отложений?

Несмотря на то что как в случае прерывистой, так и непрерывной эволюции условность выделения подвидов (а в некоторых случаях и видов) больше, чем при изучении современного зоологического материала, а некоторые из отмеченных выше трудностей являются непреодолимыми, такой вывод был бы неправилен. Он дезориентировал бы исследователей, в особенности геологов, в отношении возможностей териологической биостратиграфии отложений верхнего плейстоцена и голоцена.

Массовый тафономически однородный материал из ряда первичных, в особенности пещерных, местонахождений должен явиться основой построения подвидовой систематики различных экологических групп видов ископаемых грызунов, существованию которых отвечали определенные ландшафты прошлого в районе местонахождения. Морфологические показатели (в первую очередь для особенно обильно представленных частей скелета) подвидов, свойственных таким, как их принято называть, «опорным фаунам», будут в последующем играть роль «систематических эталонов» при подвидовом анализе видов как сходных, так и отличных ископаемых фаунистических комплексов. Таким путем можно свести до минимума ошибки подвидовой диагностики, связанные с рассмотренными выше особенностями палеозоологического материала, и создать систему биологически равнозначных внутривидовых единиц.

К сходному выводу о необходимости установления для определенных ограниченных районов подвидов-эталонов наиболее широко распространенных видов крупных млекопитающих плейстоцена — зубров, слонов и лошадей — пришла недавно В. И. Громова (1959). Следует при этом подчеркнуть, что возможность исследования массового современного и ископаемого материала по грызунам несомненно сделает в будущем их подвидовую систематику более надежной, чем систематику крупных видов, на ограниченность применения которой в настоящее время для целей стратиграфии указывает упомянутый автор. Укажем также, что «опорные фауны» для мелких млекопитающих большей частью не будут совпадать с таковыми, установленными для общеизвестных ископаемых фаунистических комплексов плейстоцена, включающих пока только крупные виды (Громов, 1948 и др.) в силу тафономических различий, характеризующих местонахождения их остатков и остатков мелких форм. Для этих последних должна быть выявлена и изучена своя система «опорных фаун». Что же касается остатков грызунов, происходящих из вторичных местонахождений и прежде всего из древних и современных отложений руслового аллювия, то разработка подвидовой систематики соответствующих видов в большинстве случаев не может быть признана для них целесообразной до того, как будут установлены морфологические показатели подвидов-эталонов из первичных местонахождений. В то же время такие материалы вполне могут быть использованы для выяснения видового со-

става ископаемых фаунистических комплексов и его изменения в пространстве и во времени.

Морфологические показатели ископаемых подвидов представляют собой комбинацию цифровых абсолютных или относительных величин размерных признаков костей черепа и посткраниального скелета с некоторым числом признаков, не поддающихся простому числовому выражению. В практической работе систематика-палеотериолога, изучающего грызунов, при выделении ископаемых подвидов можно руководствоваться следующими «рабочими приемами». Если различия средних величин цифровых рядов, характеризующих сопоставляемые признаки двух достаточно многочисленных и примерно равновеликих серий ископаемых остатков, или каждой из них и равновеликой серии соответствующих костей современного подвида того же вида из того же района (или обитающего в ближайшей части его изменившегося ареала) не больше, чем у двух современных подвидов данного вида, то исследователь имеет дело с ископаемой подвидовой формой[2]. Это может оказаться справедливым и в том случае, если имеется разрыв в крайних значениях соответствующих показателей, поскольку очень вероятно, что он является лишь кажущимся. Здесь следует напомнить, что имеется возможность математическим путем вычислить истинный размах вариации на основании обычных показателей изменчивости исследованной совокупности остатков и таким образом выявить действительную степень захождения признаков или ее отсутствие. Упрощенные приемы такой обработки, в том числе для палеонтологических материалов, указаны Симпсоном (G. Simpson, 1941).

В случае, когда сопоставляемые признаки обнаруживают истинный разрыв показателей или если различия не выше подвидовых, но признаки ископаемой формы находятся в иной комбинации, чем у современных подвидов, или если степень различия и при захождении вариационных рядов значительно больше, чем у наиболее различающихся современных подвидов,— такие показатели можно считать достаточными для выделения близкого к современному ископаемого вида. В обоих последних случаях в высшей степени вероятно, что в других, пока не поддающихся учету признаках имеется истинный разрыв.

Весьма часто приходится вести сравнение достаточно многочисленной серии современных или ископаемых остатков с небольшим числом таковых из другого района, а нередко и с единичным экземпляром. В этом случае нередко обнаруживается, что морфологические показатели костей, представленных в меньшинстве, лежат частью или даже полностью за пределами крайних значений их у сравниваемого большого серийного материала. При сходной тафономической характеристике и прочих равных для сопоставляемых остатков условиях такое различие может служить указанием на то, что оно подтвердится и на серийном материале, поскольку единичные остатки скорее всего могут принадлежать особям из модального класса вариационного ряда. Следует однако воздерживаться от описания таких экземпляров в качестве новых форм впредь до получения более полных серий за исключением тех случаев, когда разрыв цифровых или иных показателей настолько велик, что можно предполагать лишь слабое захождение их при изучении большего материала.

Для позднечетвертичной фауны грызунов южных районов Европейской части СССР «опорными фаунами», для наиболее многочисленных или особо характерных видов которых уже имеются некоторые исходные цифровые показатели внутривидовой изменчивости, можно считать сле-

---

[2] По нашему мнению, при описании ископаемых видов и подвидов во всяком случае при первоописании, следует указывать в скобках, после полного латинского названия,— «foss.» (или «ископ.»), а после диагноза вводить раздел «тафономическая характеристика». Данные этого последнего будут правильно ориентировать других исследователей ископаемых остатков близких форм.

дующие: фауну пещерных местонахождений второй гряды Крымской Яйлы, Бинагадинского четвертичного «кладбища» и «лемминговую фауну» Новгорода-Северского. Все они представляют собой эколого-географические варианты «мамонтовой» фауны грызунов в широком смысле и вплотную подводят нас к фауне ранних отделов голоцена. «Опорными фаунами» для этих последних могут явиться фауны нижних слоев пещерных местонахождений Верхнего Дона и Жигулей (Громов, 1957; Таттар, 1958); однако разработка внутривидовой изменчивости составляющих их видов — дело будущих исследований. Целесообразность такого изучения оправдывается возможностью анализа массовых материалов и установления статистически достоверных отличий.

Для остатков позднечетвертичных грызунов большинства современных видов, происходящих из местонахождений Крыма и юга Русской равнины, характерна степень отличий, достигающая у более древних форм подвидовой, по крайней мере по сравнению с современными, а иногда и между остатками существенно разного возраста. Отсутствие разрывов в признаках не только при анализе массового материала, но и для сравнительно небольших серий остатков, указывает на незначительность и большую постепенность изменения признаков за время позднего плейстоцена и голоцена. Она особенно характерна для тех видов, потомки которых и в современую эпоху живут в том же районе в близких природных условиях. Несколько больше она для тех из них, ареал которых отступил за позднечетвертичное время к северу или к востоку. Многие из ископаемых грызунов этой группы ведут себя как «хорошие» подвиды, например, емуранчик (Scirtopoda telum Licht.) или хомяк Эверсманна (Cricetus eversmanni Brandt), а некоторые — даже как виды (Citellus birulai I. Grom.). О большей степени систематических отличий грызунов восточного Закавказья (Бинагады) говорилось выше. Кроме того, на всей территории Европейской части СССР рубеж среднего и позднего плейстоцена прослеживается в формообразовании значительно более отчетливо, чем рубеж позднего плейстоцена и голоцена или рубежи разных отделов этих эпох. В связи с этим, судя по характеру отличий, многие остатки среднечетвертичных грызунов можно было бы считать принадлежащими самостоятельным видам. Однако массовый материал по ним пока еще отсутствует, а имеющийся, как правило, характеризуется иной, чем для позднеплейстоценовых, тафономией. И то и другое легко может явиться причиной преувеличенного представления о степени соответствующих морфологических различий.

ВЫВОДЫ

1. Особенности сохранности ископаемых остатков грызунов позднечетвертичного времени, равно как и особенности тафономии местонахождения этих остатков вызывают ряд затруднений в определении их систематического ранга, главным образом — в выделении подвидов:

а) Особенности, увеличивающие разрыв в соответствующих морфологических показателях или являющиеся причиной возникновения несуществующего в действительности разрыва. Таковы недостаток материала и неполнота геологической летописи. Эта последняя сказывается в выпадении фаунистически охарактеризованных слоев, выпадении редких форм и особей, характеризующих область крайних значений вариационных рядов изменчивости соответствующих признаков, равно как и в выпадении групп видов, свойственных тем ландшафтным зонам, где складывались неблагоприятные условия для накопления и захоронения ископаемых остатков.

б) Особенности, уменьшающие действительный разрыв. Таковы плохая сохранность ископаемых остатков и выборочное сохранение тех ча-

стей скелета, которые не дают отличий даже у хорошо различающихся по другим признакам близких современных форм.

в) Особенности, препятствующие правильной оценке устанавливаемых различий. Таковы несоответствия в индивидуальном возрасте животных, которым принадлежат ископаемые остатки и сравниваемые серии костей современных форм, а также популяционная неравнозначность и геологическая разновозрастность сопоставляемых материалов.

2. Для преодоления этих затруднений (как и в отношении крупных млекопитающих) необходимо установление для разных отделов позднеплейстоценового времени «опорных фаун» и соответствующих им подвидов-эталонов. Они должны быть выявлены на массовом, тафономически однородном и непереотложенном материале первичных местонахождений. С их помощью в дальнейшем может быть в значительной мере расшифрована подвидовая принадлежность остатков иного возраста и иной тафономической характеристики.

3. Для установления подвида можно считать достаточной такую степень различия морфологических признаков ископаемых остатков, при которой разница соответствующих средних цифровых или иных показателей не больше, чем у современных подвидов данного или близкого к нему вида, даже в том случае, если в их крайних значениях имеется разрыв, поскольку он легко может оказаться ложным, возникшим в результате действия причин, указанных в пункте 1а.

Если же имеется действительный разрыв в характеристике признаков, установленный на больших сериях или достоверный статистически, или этого разрыва нет, но степень различия выше, чем у любой пары наиболее различающихся современных подвидов того же вида, или если соответствующие признаки находятся у вымершей формы в иной комбинации, чем у ныне живущих,— каждый из таких показателей можно считать достаточным для установления вымершего вида. В обоих последних случаях представляется весьма вероятным, что в других признаках имеется действительный разрыв, пока не выявленный.

ЛИТЕРАТУРА

Борисяк А. А., 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Верещагин Н. К. и Громов И. М. 1952. К истории фауны позвоночных района нижнего течения р. Урала, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, IX.

Громов В. И., 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР, Тр. Ин-та геол. наук. Изд. АН СССР, вып. 64, сер. геол., № 17.

Громов И. М., 1952. Фауна грызунов Бинагадинского плейстоцена и его природа, Тр. Естеств.-истор. муз. им. Зардаби, АН АзербССР, Баку, 5.— 1955. Об особенностях накопления костных остатков в пещерных местонахождениях. Бюл. комис. по изуч. четвертичн. периода, АН СССР, 20.— 1957. Некоторые итоги и перспективы изучения ископаемых четвертичных грызунов СССР, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, XXII.— 1957а. Некоторые особенности сохранности костей из руслового аллювия как показатель их геологического возраста, Там же.— 1957б. Верхнечетвертичные грызуны Самарской Луки и условия захоронения и накопления их остатков, Там же.— 1957в. Верхнеплейстоценовые грызуны. Камско-Куйбышевского Поволжья, Там же.— 1957 г. Материалы по истории фауны грызунов нижнего Урала и северного Прикаспия, Там же.— 1957д. Ископаемые четвертичные грызуны северной части нижнего Дона и прилежащего участка волго-донского водораздела, Там же.

Громова В. И., 1941. Опыт изучения процесса образования форм у млекопитающих (род Equus — лошади), Тр. Зоол. Ин-та АН СССР, VI.— 1959. К вопросу об использовании остатков млекопитающих в качестве показателей возраста четвертичных отложений, Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, Изд. АН СССР.— 1959а. К вопросу о виде в палеонтологии, Палеонтол. ж., т. 1, № 1.

Дарвин Ч., 1939. Происхождение видов, Собр. соч., Изд-во АН СССР, т. 3, М.— Л.

Ефремов И. А., 1950. Тафономия и геологическая летопись, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 24, 1.

Завадский К. М., 1957. К вопросу о дифференциации вида у высших растений, Вестн. Ленингр. гос. ун-та, 21.

Кэйн А., 1958. Вид и его эволюция, Изд-во иностр. лит. М.

Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога, Гос. изд-во иностр. лит. М.
Симпсон Д., 1948. Темпы и формы эволюции. Гос. изд-во иностр. лит. М.
Таттар А. В., 1958. Фауна млекопитающих и птиц из верхнечетвертичных отложений пещер Верхнего Дона и Жигулей и условия ее существования, Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, фак. естествозн. и геогр., т. 179.
Федотов Д. М., 1940. О проблеме вида в палеонтологии и зоологии. Палеонтол. обзор., вып. 2.
Brunner G., 1938. Die Gaiskirche im oberen Puttlachtaal (Oberfranken), Neues Jb. Mineral., Geol. und Paläontol., Beilage-Band, Abt. 3, Bd. 79, H. 2.
Imbrie J., 1957. The species problem with fossil animals, Amer. Assoc. for the Adwancem. of Sci. Publ. № 50.
Simpson G. G., 1941. Range as a zoological character, Amer. Journ. of Sci., 239.— 1943. Criteria for Genera, Species and Subspecies in Zoology and Paleozoology, Ann. New York Acad. of Sci., XLIV, Art. 2.—1951. The species concept, Evolution, 5.
The species concept in palaeontology, 1956, The Systematics Association, London, publ. N 2.

SOME PROBLEMS OF INTRASPECIFIC SYSTEMATICS OF THE LATE PLEISTOCENE FOSSIL RODENTS

I. M. GROMOV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

Some of the difficulties involved in the identification of systematic rank of remains of late quarternary fossil Rodents are discussed, with particular reference to the significance of the conditions of preservations and of taphonomy. These are as follows.

1. Conditions tending to widen an actual gap between corresponding morphological indices or to create an apparent gap. These may depend on the scarsity of available remains or on the incompleteness of the geological record. The latter involves the absence of strata having faunal characteristics, the lack of rare forms and of specimens delimiting ranges of variations of some characters, as well as the absence of groups of species peculiar to landscape zones, where conditions were unfavourable for accumulation and preservation of fossil remains.

2. Conditions tending to reduce an actual gap. These involve a poor state of preservation of fossil remains, or selective preservation of those parts of the skeleton which lack any distinctive features even in otherwise well differentiated allied recent forms.

3. Conditions, interfering with the correct evaluation of establishing distinctive features. Those involve lack of correlation between individual age of the animal from which the fossil remains are derived and that of recent forms used for reference series of bones, or dissimilarities between population patterns and geological ages under comparison.

These difficulties may be overcome by means of «milestone faunas» by which various subdivisions within the late pleistocene may be distinguished, as well as by their representative subspecies patterns, worked out from ample evidence of mass taphonomically uniform and undisturbed primary localities.

For establishing a subspecies the degree of distinction may be considered sufficient if the difference between average numerical or other characters being no greater than among recent subspecies of the same or related species, even if there exists a gap between their range of variation as such a gap may be apparent rather than real (item 1).

If a statistically valid gap actually exists, however, or if there is no gap but the degree of distinction is greater than in any pair of highly differing recent subspecies of the same species, or if characters of the extinct form are patterned differently combined as compared to those of living species, then each of these cases may be regarded sufficient for establishing an extinct species. In both of the latter cases, the existence of a real gap between some other characters seems highly probable, though as yet undetected

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1959, том XXXVIII, вып. 10

РЕЦЕНЗИИ

ЧАРЛЗ ДАРВИН **«ВОСПОМИНАНИЯ О РАЗВИТИИ МОЕГО УМА И ХАРАКТЕРА»** (АВТОБИОГРАФИЯ). ДНЕВНИК РАБОТЫ И ЖИЗНИ. ПОЛНЫЙ ПЕРЕВОД С РУКОПИСЕЙ Ч. ДАРВИНА, ВСТУПИТЕЛЬНАЯ СТАТЬЯ И КОММЕНТАРИИ ПРОФ. С. Л. СОБОЛЯ, Изд-во АН СССР, М., 1957, 251 стр., тираж 15 000 экз., цена 8 р. 35 к.

12 февраля 1959 г. исполнилось 150 лет со дня рождения Ч. Дарвина, а 24 ноября 1959 г. исполняется 100 лет со дня выхода в свет его «Происхождения видов». Эти даты показывают, как своевременно было опубликование книги, содержащей новый полный перевод текста автобиографии великого английского естествоиспытателя. С. Л. Соболем при подготовке к изданию этой книги проделана большая творческая работа. Ранее в «Собрании сочинений» Ч. Дарвина (под редакцией К. А. Тимирязева) была опубликована его автобиография, представляющая перевод сокращенного текста, изданного Френсисом Дарвином в 1887 г. Книга, вышедшая под редакцией С. Л. Соболя — новый перевод на русский язык микрофильма, снятого с нигде не опубликованных в полном виде рукописей Ч. Дарвина (его воспоминаний и некоторых других документов), любезно присланных проф. С. Л. Соболю ученым секретарем библиотеки Кембриджского университета А. Тиллотсоном. Впервые публикуется также «Дневник работы и жизни (1838—1881)».

Как указывает С. Л. Соболь, Ч. Дарвин начал писать свои воспоминания о детских годах еще в 1838 г., но довел их только до 11-летнего возраста. Затем он вернулся к ним в 1876 г. и написал их в течение лета (с 31 мая по 3 августа). Позже первый вариант рукописи дополнился новыми вставками, из которых последняя была сделана в конце 1881 г., за несколько месяцев до смерти Дарвина. С. Л. Соболь восстановил собственноручное заглавие рукописи Ч. Дарвина «Воспоминания о развитии моего ума и характера», что более соответствует идее, заложенной автором при составлении текста истории его жизни. В примечаниях к тексту воспоминаний С. Л. Соболь дает перечень 49 вставок дополнений, внесенных им в текст по сравнению с сокращенным текстом, опубликованным Френсисом Дарвином. Дополнения эти касаются главным образом характеристик членов семьи Дарвина и ряда ученых, имена которых Дарвин упоминал в автобиографии, а также некоторых его высказываний о себе, нередко носящих интимный характер. Особый интерес представляет раздел о религиозных взглядах Дарвина, о его последовательном отходе от верования в религиозные догмы к атеизму. В вводной статье «Новые материалы к биографии Ч. Дарвина» С. Л. Соболь подробно и вдумчиво анализирует эти новые данные биографии Дарвина, уделяя особое внимание разбору его религиозных взглядов. Этот раздел книги представляет самостоятельный интерес.

Чтение «Воспоминание» Ч. Дарвина имеет большое идейно-воспитательное значение не только для биологов, но и для всех советских читателей. Ничто в идейно-воспитательной работе не убеждает так глубоко, как личный пример жизни человека. Автобиография Ч. Дарвина является ярким примером самоанализа жизненного пути крупнейшего естествоиспытателя, посвятившего всю жизнь разрешению основных вопросов идейного мировоззрения человека.

Сам Ч. Дарвин пишет: «Главным моим наслаждением и единственным занятием в течение всей жизни была научная работа» (стр. 124), а заключает свою рукопись в последний год своего жизненного пути следующими словами: «Таким образом, мой успех как человека науки, каков бы ни был размер этого успеха, явился результатом, насколько я могу судить, сложных и разнообразных умственных качеств и условий. Самыми важными из них были: любовь к науке, безграничное терпение при долгом обдумывании любого вопроса, усердие в наблюдении и собирании фактов и порядочная доля изобретательности и здравого смысла. Воистину удивительно, что, обладая такими посредственными способностями, я мог оказать довольно значительное влияние на убеждения людей науки по некоторым важным вопросам» (стр. 153).

Для молодых биологов изучение жизненного пути Ч. Дарвина, история развития его ума и характера явится хорошей школой уменья жить и работать. Ч. Дарвин

писал (стр. 147): «прежде чем приступить к работе над каким-либо вопросом, я просматриваю все краткие указатели и составляю общий систематический указатель, и, беря одну или несколько соответствующих папок, я имею перед собою в готовом для использования виде сведения, собранные мною в течение моей жизни». Интересен его критический анализ своего ума. Он писал «Я не отличаюсь ни большой быстротой соображения, ни остроумием — качествами, которыми столь замечательны многие умные люди, например, Гексли» (стр. 149). ... «С другой стороны, благоприятным для меня, как я думаю, обстоятельством является то, что я превосхожу людей среднего уровня в способности замечать вещи, легко ускользающие от внимания, и подвергать их тщательному наблюдению. Усердие, проявленное мною в наблюдении и собирании фактов, было почти столь велико, каким только оно вообще могло бы быть. И что еще более важно, моя любовь к естествознанию была неизменной и ревностной».

Не менее интересно также отношение Ч. Дарвина к критике. В автобиографии он пишет: «Кроме того, в течение многих лет я придерживался следующего золотого правила: каждый раз, как мне приходилось сталкиваться с каким-либо опубликованным фактом, новым наблюдением или мыслью, которые противоречили моим общим выводам, я обязательно и не откладывая делал краткую запись о них, ибо, как я убедился на опыте, такого рода факты и мысли обычно ускользают из памяти скорее, чем благоприятные для тебя. Благодаря этой привычке, против моих воззрений было выдвинуто очень мало таких возражений, на которые я [уже заранее] не обратил бы по меньшей мере внимания или не пытался даже найти ответ на них.» (стр. 132—134).

Рядом с этим «золотым правилом», как говорил Дарвин, интересно другое его заключение (стр. 136): «Я рад, что избегал полемики, и этим я обязан Лайеллю, который еще много лет назад, по поводу моих геологических работ, настоятельно рекомендовал мне никогда не ввязываться в полемику, так как она редко приносит пользу и не стоит той потери времени и того плохого настроения, которые она вызывает».

Интересно собственное отношение Ч. Дарвина к его труду «Происхождение видов», столетие выхода в свет которого в 1959 г. отмечается биологами всего мира. На стр. 132 он пишет: «Совершенно несомненно, что эта книга — главный труд моей жизни». Тут же дается самоанализ из этого произведения. «Успех «Происхождения видов» можно, я думаю, в большей мере приписать тому, что задолго до этой книги я написал два сжатых очерка и что в конечном счете она явилась результатом сокращения гораздо более обширной рукописи, которая, однако, была и сама извлечением [из обширных материалов]». Несколько далее Дарвин отмечает (стр. 134): «Я много выиграл, промедлив с публикацией книги примерно с 1839 г., когда теория ясно сложилась у меня, до 1859 г., и я ничего не потерял при этом, ибо весьма мало заботился о том, кому припишут больше оригинальности — мне или Уоллесу, а его очерк, без сомнения, помог восприятию теории».

Для историков естествознания в «Воспоминаниях» Дарвина большой интерес представляют характеристики личностей естествоиспытателей — современников Дарвина, восстановленные в полном виде С. Л. Соболем в данном издании по собственноручной рукописи Дарвина и ранее опубликованные лишь с большими пропусками. Ч. Дарвин воспринял от своего отца (как он пишет) качество видеть в человеке самую главную его сущность, почему образы ученых, с которыми он сталкивался в своей жизни, поражают своей яркостью и глубиной.

Не меньший интерес для биологов представляет впервые опубликованный на русском языке «Дневник работы и жизни (1838—1881)». Это не столько дневник, где человек записывает свои личные переживания и наблюдения, сколько краткий отчет перед самим собой о своей научной работе со ссылками на все другие события жизни, которые отвлекали от выполнения этого главного долга жизни Ч. Дарвина. Начиная с 1846 г., он даже расчленяет страницы своего дневника на две колонки, в левой излагаются, что сделано за истекший период жизни, а в правой — другие события жизни. Дарвин был очень болезненным человеком. После возвращения из кругосветного путешествия на корабле «Бигль», в дневнике часто встречаются ссылки на то, как много времени утеряно вследствие болезни. А в то же время поражаешься, какой колоссальный по объему и содержанию труд проделан Дарвином на его жизненном пути.

Поистине, опыт жизненного пути Ч. Дарвина, воспоминания о развитии его ума и характера, а также дневник его жизни могут служить хорошим примером, как надо жить и работать человеку. С. Л. Соболь изданием этой книги сделал большое, полезное дело.

Б. С. Матвеев

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Зоологический журнал» печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам теоретической и практической зоологии. Особое внимание журнал уделяет зоологическим проблемам, связанным с сельским хозяйством и здравоохранением, а также с вопросами рыбного и пушного хозяйства.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки, разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги, с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае — первая буква рода и видовое название по-латински, например: *A. mellifera A. m. ligustirca* (для подвидов).

13. Ссылки из литературу в тексте приводятся так: Северцов (1932) или Браун (D. Brown, 1941). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать 700—800 печатных знаков и должен, по возможности, снабжаться переводами специальных терминов.

16. Редакция «Зоологического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

17. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно подготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылается контрольная верстка. Никакие изменения текста верстки (за исключением восстановления пропущенного при наборе текста) не могут быть использованы.

18. Авторам предоставляется 50 оттисков их статей бесплатно.

ПОПРАВКА

В «Зоологическом журнале», т. XXXVIII, вып. 6, в рецензии В. М. Бельковича и А. В. Яблокова на книгу «Биология и промысел морских млекопитающих» по вине авторов допущена ошибка в инициалах упоминаемого несколько раз на страницах 952—954 автора Ивашина.

напечатано: М. И. Ивашин

следует читать: М. В. Ивашин

CONTENTS

Технический редактор *С. Н. Кондрашова*

Т-10324 Подписано к печати 23.IX. 1959 г. Тираж 2575 экз. Зак. 3658
Формат бумаги 70×108¹/₁₆ Бум. л.5 Печ. л. 13,7+2 вкл. Уч.-изд. л. 14 9

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., д. 10

Цена 15 руб.